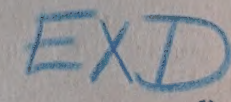
АКАДЕМИЯ НАУК СССР






# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ XXXII, ВЫП. 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1953

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ



1953

ТОМ XXXII сентябрь — октябрь ВЫПУСК 5

Адрес редакции:
Москва, 9, ул. Герцена, 6, Биолого-почвенный институт
Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова
Редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ БЛИЗКИХ ФОРМ ПРЕСНОВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

**Г. Л. ШКОРБАТОВ**

**Биологический факультет Харьковского государственного университета им. А. М. Горького**

Рациональное рыбохозяйственное использование огромной сети больших и малых водоемов связано с работами по акклиматизации и разведению в них как промысловых видов рыб, так и ряда других, главным образом кормовых для рыб организмов, повышающих биологическую продуктивность водоемов.

Эти работы, начатые в нашей стране, показали, что эколого-физиологическое изучение водных организмов является необходимым условием успешного проведения указанных мероприятий. Как изменяются те или другие физиологические функции водных животных при изменении условий существования, как при этом изменяется характер обмена веществ, насколько прочны такие изменения и какое практическое значение они имеют,— все эти вопросы настоятельно требуют своего разрешения, в первую очередь в связи с проблемой направленного биологического продуцирования водоемов.

В настоящей работе мы поставили своей задачей установить наличие и приспособительный характер некоторых эколого-физиологических особенностей у близких форм широко распространенных пресноводных моллюсков и дафнид, обитающих в различных условиях среды. При этом мы провели сравнение особенностей близких видов, подвидов, различных популяций одного и того же вида, а также индивидуальных особенностей внутри популяций исследуемых животных.

Литературные данные по эколого-физиологическим особенностям у близких форм водных животных весьма немногочисленны, и большинство подобных работ относится к самому последнему периоду. Несмотря на то, что вопрос этот только начинает разрабатываться, уже видно, что эколого-физиологические особенности( как внутривидовые, так и межвидовые) охватывают очень широкий круг явлений: особенности водного обмена (Жадин, 1926; Колпаков, 1929; Кулаев, 1929; Шкорбатов, 1950; Mattox, 1949), дыхания (Базикалова, 1941; Жадин, 1950; Талиев и Коряков, 1948; Munro Fox, 1936; Park и др., 1940; Wingfield, 1939), кровообращения и состава крови (Коржуев, 1940; Павлов и Кролик, 1936; Рубашев, 1936; Munro Fox, 1939), температурных границ жизни и развития (Европейцева, 1951; Лукин, 1949; Талиев и Коряков, 1948; Bodenheimer, 1938; Mayer, 1914; Park и др., 1940; Sumner a. Sargent, 1940), роста (Европейцева, 1951; Жадин, 1928; Кирпичников, 1943; Мейен, 1940; Мовчан, 1948; Морозов, 1951), осморегуляции (Беляев и Бирштейн, 1940; Беляев, 1949; Веселов, 1936) и ряда других функций. Обобщающих работ по эколого-

физиологическим особенностям близких форм животных опубликовано еще очень мало (Калабухов, 1940, 1950).

Общим выводом из упомянутых исследований является то, что близкие формы водных животных отличаются друг от друга по ряду физиологических признаков, и различия эти проявляются тем резче, чем значительнее разнятся условия их существования.

## Материал и методика

Объектами наших опытов были избраны организмы, широко распространенные, развивающиеся в массовых количествах и играющие большую роль в биологической продуктивности водоемов. Среди них четыре вида переднежаберных моллюсков: лужанка речная — Viviparus viviparus (L.), лужанка живородящая — V. contectus (Millet.) и два вида битиний — Bithynia tentaculata (L.) B. leachi (Shep.). Из легочных моллюсков в опытах были использованы: прудовик озерный — Limnaea stagnalis L., прудовик болотный — Galba palustris (Müll.), прудовик овальный — Radix ovata (Drap.), катушка роговая — Coretus corneus (L.), катушка окаймленная — Planorbis planorbis L., катушка блестящая — Segmentina nitida (Müll.), катушка закрученная — Anisus vortex (L.) и катушка спиральная — Anisus spirorbis (L.). Из ветвистоусых ракообразных использовались следующие виды: Simocephalus vetulus O. F. M., S. vetuloides Sars и S. expinosus (Koch.).

Нами учитывались эколого-физиологические особенности, возникшие у обитателей временных, регулярно высыхающих водоемов, в отличие от близких форм из постоянных водоемов, а также особенности, возникшие у обитателей проточных водоемов, в отличие от форм из непроточных, стоячих вод.

Показателями, по которым проводилось сравнение, были избраны закономерности потери воды и выживаемость при высыхании (у моллюсков) и следующие особенности, связанные с интенсивностью обмена веществ: выживаемость в бескислородной среде (у ракообразных) и скорость сердцебиений (у моллюсков).

Всего в экспериментах было испытано 17 300 моллюсков и около 1500 ракообразных.

Высушивание моллюсков производилось в аквариумах без воды на постепенно подсыхавшем грунте (речной песок) в одинаковых температурных условиях. Влажность грунта изменялась от 12% в начале опытов до 0,5% в конце второго месяца высыхания.

Через установленные путем предварительных опытов сроки из общего числа подопытных особей мы переносили в воду по 50 или 100 экз. моллюсков. Количество оживших особей показывало процент выживаемости на данный срок. Для определения содержания воды в теле обычно через каждые 10 дней взвешивалось от 25 до 50 живых особей, после чего осторожно, чтобы не повредить тела моллюска, отделялась раковина путем обламывания ее тонким пинцетом, и тела моллюсков обсушивались фильтровальной бумагой для удаления наружной воды, которая всегда есть под раковиной и в мантийной полости. Далее мы взвешивали моллюсков (сырой вес), высушивали до постоянного веса и взвешивали вторично. Обсохшие раковины взвешивались отдельно. После этого производились следующие подсчеты: исходный вес — (вес раковины + сырой вес) = вес наружной воды; сырой вес — сухой вес = вес внутренней воды.

Количества наружной, находящейся под раковиной и внутренней воды, связанной с тканями тела во всех таблицах и графиках даны в процентах к сырому весу тела.

Для установления возрастных групп подопытных моллюсков служили годичные слои прироста на раковинах или крышечках (у переднежаберных), а также размеры раковин, которые до определенной степени точности позволяют судить о возрасте. Материал для опытов собирался из рек Донца, Лопани, Уд, Можа, различных пойменных озер, прудов и временных водоемов Харьковской области.

Опыты с ракообразными велись на представителях рода Simocephalus, взятых из природных популяций, а также на особях, выращенных в лаборатории. Лабораторное выращивание рачков производилось по методике, любезно указанной нам Н. С. Гаевской. Пищей рачкам служили протококковые водоросли с добавлением Bact. coli. Регулярно, через день производилось измерение размеров, для чего рачки осторожно, по одному, отлавливались пипеткой и помещались в маленькой капле под микроскопом с окулярным микрометром, а после измерения переносились обратно в колбу.

Выживаемость рачков в бескислородной среде устанавливалась в пробирках Тунберга, где путем создания вакуума (откачка масляным насосом в течение двух минут) из воды удалялся весь кислород. Пробирки помещались под бинокуляром в наклонном положении, где и регистрировалось, по прекращению работы сердца и остановке дыхательных движений, время гибели каждого подопытного экземпляра. Следовательно, косвенным показателем интенсивности дыхания в этих опытах было время в минутах, в течение которого подопытные животные погибали в бескислородной среде.

## Особенности близких видов, обитающих в различных условиях среды

Опыты показали, что различные виды прудовиков обнаружили далеко не одинаковую выживаемость при высушивании. Так, особи прудовика болотного из частично высыхающего водоема после 30-дневного высушивания оставались живыми более чем в 30% случаев, в то время как все 220 подопытных экземпляра прудовика овального из постоянного водоема погибли на второй день высушивания.

Аналогичную картину дает сравнение выживаемости различных видов катушек. Так, обитатель постоянных водоемов — катушка закрученная переносила в наших опытах не более 60 дней высыхания, в то время как живущая в пересыхающих водоемах катушка блестящая (кстати, обладающая столь же тонкой полупрозрачной раковиной, как и предыдущий вид) переносила более 160 дней высушивания. Такие обычные обитатели временных водоемов, как катушка спиральная и особенно катушка окаймленная, после высушивания в течение 160 дней сохраняли очень высокую выживаемость, доходившую до 90% подопытных особей.

Сравнение выживаемости двух видов лужанки, а именно живородки речной, обитающей в постоянных водоемах, и живородки болотной из периодически высыхающей старицы реки оказалось не менее показательным. Из двухсот особей каждого вида (100 самок и 100 самцов) через 40 дней не осталось ни одного живого экземпляра живородки речной, а 36 самок и 34 самца живородки болотной оказались живыми. Эти данные особенно характерны, так как по морфологическим признакам, могущим влиять на стойкость к высыханию, эти два вида друг перед другом никаких преимуществ не имеют.

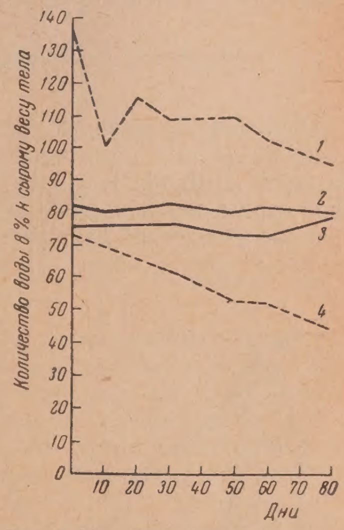



Рис. 1. Изменение количества воды при высушивании у двух видов Bithynia

*1, 2* — B. tentaculata (постоянный водоем); *3, 4* — B. leachi var. inflata (временный водоем). — — — — — наружная вода, —— внутренняя вода

Не всегда моллюски из постоянных водоемов отличаются по выживаемости от близких видов из временных водоемов. Так, два вида битиний, из которых один (B. tentaculata) живет только в постоянных, а другой (B. leachi inflata) во временных водоемах, в наших опытах обнаружили приблизительно одинаковую выживаемость, но характер потери воды при этом у них оказался различным. Как видно из данных, приведенных на рис. 1, количество внутренней воды у обоих видов при высыхании сохраняется на неизменном уровне — около 80%. Количество наружной воды, т. е. водный запас, не связанный с тканями тела, у B. tentaculata за 80 дней высушивания менялся от 136 до 95% веса тела без раковины, а у обитателя временных водоемов B. leachi inflata — от 73 до 44%. Следовательно, характер приспособления к высыханию у этих двух видов оказался разный: у обитателя постоянных водоемов он, очевидно, сводится к поддержанию максимального водного запаса, а у обитателя временных, пересыхающих водоемов — к способности терять большие количества воды, а следовательно, максимально сокращать при этом процессы обмена. Как справедливо полагает Н. И. Калабухов, второй тип приспособления является в энергетическом отношении более экономичным и, следовательно, более совершенным. Это вполне естественно, так как последний тип обнаружен у форм, ежегодно несколько месяцев проводя-

щих без воды, в то время как приспособлением первого типа обладают моллюски, которые в силу своей экологии сталкиваются с явлением высыхания значительно реже (при понижениях уровня постоянных водоемов в засушливые годы).

При сравнении потери воды двумя видами прудовиков — овальным из постоянных и прудовиком болотным из временных водоемов — оказалось, что прудовик овальный не переносит потери воды ниже 60% сырого веса тела, в то время как прудовик болотный может переносить потерю почти всего запаса наружной воды.

Приведенные примеры указывают на то, что близкие виды моллюсков, обитающие в различных условиях среды, отличаются не только морфолого-систематическими, но и эколого-физиологическими признаками, которые представляют собой приспособления, возникающие под воздействием конкретных условий существования данной формы.

## Особенности внутривидовых форм, обитающих в различных условиях среды

Сопоставляя выживаемость при длительном высушивании представителей различных популяций, принадлежащих к одному и тому же виду битиний (Bithynia leachi var. inflata), но обитающих в различных условиях среды, мы обнаружили резкие различия по указанному признаку на примере обитателей двух временных и двух постоянных водоемов (рис. 2).

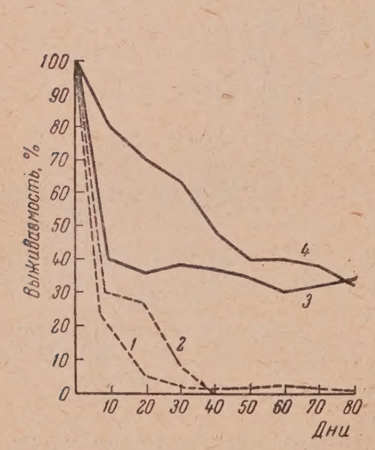



Рис. 2. Выживаемость при высушивании различных популяций Bithynia leachi var. inflata

*1, 2* — из постоянных водоемов; *3, 4* — из временных водоемов

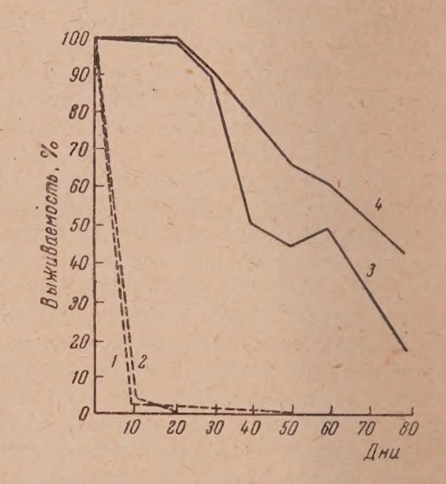



Рис. 3. Выживаемость при высушивании представителей различных популяций прудовика болотного (Galba palustris var. turricula)

*1, 2* — из постоянных водоемов; *3, 4* — из временных водоемов

Еще более резкие внутривидовые различия обнаружены при сравнении выживаемости различных популяций прудовика болотного (G. palustris turricula), одни из которых обитают в постоянных, а другие во временных водоемах. Как видно из графика (рис. 3), основная масса особей из постоянных водоемов погибает к 10 дням опыта, и только отдельные экземпляры доживают до 20—50 дней, в то время как особи из временных водоемов на 80-й день высушивания давали выживаемость от 17 до 42%.

Различия у внутривидовых форм моллюсков, приспособленных и не приспособленных к высыханию, выражаются не только в выживаемости при высушивании, но и в характере потери воды.

На рис. 4 приведены данные о потере воды при высыхании у различных популяций B. leachi. Если по потере наружной воды закономерных отличий у них установить не удалось, то содержание внутренней воды оказалось весьма характерным: количество ее не подвержено столь резким колебаниям и для сохранения жизнеспособности моллюсков при длительном высушивании должно поддерживаться на высоком уровне — около 80%. Этой способностью обладает форма, приспособившаяся к жизни в условиях временных водоемов (график Б), и не обладает популяция из постоянных водоемов, у которой падение содержания внутренней воды ниже указанного уровня ведет к массовой гибели, проявляющейся к 40 дням высыхания (график А).

Рис. 4. Изменение количества воды при высушивании у представителей различных популяций Bithynia leachi var. inflata

*А* — из постоянного водоема, *Б* — из временного водоема. *1* — наружная вода, *2* — внутренняя вода

Та же закономерность, и даже в более резкой форме, обнаруживается при сравнении содержания внутренней воды при высыхании у различных популяций прудовика болотного (рис. 5), одна из которых взята из постоянного (график А), а другая из временного (график Б) водоема.

Приведенные примеры говорят о том, что у моллюсков под воздействием своеобразных условий существования во временных водоемах возникли специальные физиологические приспособления, которыми не обладают представители тех же видов, но обитающие в постоянных водоемах.

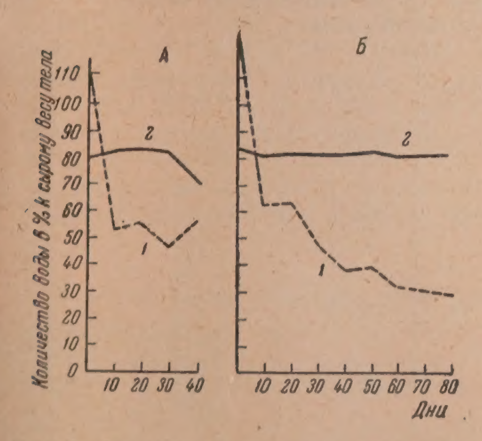



Рис. 5. Изменение количества воды при высушивании у представителей различных популяций прудовика болотного (G. palustris var. turricula)

*А* — из постоянного водоема, *Б* — из временного водоема. *1* — наружная вода, *2* — внутренняя вода

При установлении внутривидовых эколого-физиологических особенностей весьма характерным оказалось сопоставление интенсивности сердцебиений у различных популяций катушки закрученной из проточных и стоячих водоемов. Как видно из табл. 1, среднее количество сердцебиений в минуту у особей из проточных водоемов значительно выше, чем у моллюсков этого вида, обитающих в непроточной воде.

Согласно данным ряда авторов (Базикалова, 1941; Жадин, 1950; Munro Fox и др., 1935, и др.), интенсивность дыхания обитателей проточных водоемов значительно выше, чем у близких форм из стоячих вод. Наши данные подтверждают эту закономерность, так как функция кровообращения непосредственно связана с дыханием животных.

Та же закономерность подтверждается при сравнении интенсивности дыхания различных популяций ветвистоусого рачка Simocephalus vetulus из проточного (река) и непроточного (поемный пруд) водоемов. Показа-

телем интенсивности дыхания в данных опытах служила выживаемость в бескислородной среде. Исследовались рачки, взятые непосредственно из водоемов, а также два поколения, выращенные в одинаковых условиях в лаборатории, что дало возможность судить о наследственной закрепленности исследуемого признака. Для получения сравнимых данных из разных водоемов брались яйценосные особи одинакового размера (1,6—1,8 мм), а сравнение материала, выращенного в лаборатории, проводилось на особях одного возраста.

Таблица 1

**Интенсивность сердцебиений катушки закрученной (Anisus vortex) из различных условий обитания**

| Водоем | Число экз. | d раковин в мм | Температура, °С | Среднее число сердцебиений в минуту |
|---|---|---|---|---|
| Озеро<br>Река | 19 | 7,0—8,5 | 27,0 | 62,6<br>83,8 |
| Озеро<br>Река | 22 | 6,5—8,0 | 23,5 | 58,1<br>67,0 |

Приведенные в табл. 2 данные свидетельствуют о наличии эколого-физиологических особенностей у различных популяций одного и того же вида исследуемых рачков. Кроме того, эти данные подтверждают закономерность повышения интенсивности процессов обмена у форм из проточных водоемов.

Таблица 2

**Выживаемость в бескислородной среде Simocephalus vetulus из различных условий среды**

| Серия | Водоем | Поколение | Число экз. | Температура, °С | Максимальная выживаемость в минутах |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Река | Особи из водоемов | 50 | 23,0 | 40 |
| 2 | » | | | | 40 |
| 3 | Пруд | | | | 155 |
| 4 | » | | | | 110 |
| 5 | Река | Первое поколение | 15 | 22,0 | 90 |
| 6 | » | | | | 63 |
| 7 | Пруд | | | | 143 |
| 8 | » | | | | 135 |
| 9 | Река | Второе поколение | 50 | 23,5 | 40 |
| 10 | » | | | | 60 |
| 11 | Пруд | | | | 150 |

Суммируя данные, касающиеся внутривидовых особенностей, можно сказать, что популяции одного и того же вида, обитающие в различных условиях среды, могут резко отличаться по эколого-физиологическим признакам, представляющим собой приспособления, возникшие в результате естественного отбора под влиянием изменившихся условий существования.

### Особенности различных индивидуумов внутри популяций

При сравнении индивидуальных эколого-физиологических особенностей исследуемых животных была обнаружена значительная изменчивость по ряду признаков как у моллюсков, так и у ракообразных. Правда,

количество особей, резко отличающихся по тому или другому признаку от характерных для данной популяции показателей, обычно было невелико, но значение подобных отклонений для популяции в целом несомненно.

В табл. 3 представлен размах индивидуальной изменчивости некоторых исследованных моллюсков по признаку выживаемости при высыхании. Как видно, отдельные особи внутри этих популяций по выживаемости превосходят друг друга в три и даже в восемь раз. Не менее значительные колебания были получены при сравнении индивидуальных отличий в потере воды при высыхании. Эти различия особенно резко проявились в количестве воды наружной, не связанной с тканями тела. Так, например, на 80-й день высушивания индивидуальные колебания в содержании этой воды у прудовика болотного из временного водоема были от 2,0 до 62,0%, у Bithynia tentaculata (постоянный водоем) — от 65,2 до 209,0%, а у B. l. inflata (временный водоем) — от 12,1 до 85,7% сырого веса тела.

Таблица 3

**Индивидуальная изменчивость моллюсков по признаку выживаемости при высыхании**

| Форма | Тип водоема | Число особей | Колебания выживаемости в днях |
|---|---|---|---|
| Прудовик болотный | Временный | 1350 | 30—80 |
| „ „ | Постоянный | 500 | 10—50 |
| Катушка закрученная | „ | 800 | 10—50 |
| Катушка окаймленная | Временный | 300 | 60—160 |
| Живородка речная | Постоянный | 400 | 20—80 |

Индивидуальные колебания темпов роста трех видов ветвистоусых ракообразных из рода Simocephalus показали, что нормально жизнеспособные особи одного помета сразу после выхода из выводковой камеры уже имеют незначительные отличия в размерах тела, которые в дальнейшем при воспитании в одинаковых, оптимальных условиях не сглаживаются, а, наоборот, возрастают. Это в равной степени касается особей, выращиваемых совместно и раздельно при одинаковых условиях питания, температуры, освещения и других факторов (табл. 4).

Таблица 4

**Индивидуальные колебания темпов роста различных видов Simocephalus**

| Вид | Число экз. | Выращивание | Колебания длины тела в мм | |
|---|---|---|---|---|
| | | | на 1-й день | на 9-й день |
| S. velutus | 30 | Совместное | 0,595—0,635 | 0,960—1,272 |
| „ | 20 | Раздельное | 0,600—0,696 | 0,912—1,632 |
| S. vetuloides | 20 | Совместное | 0,615—0,697 | 1,272—1,560 |
| S. expinosus | 28 | „ | 0,936—1,080 | 1,920—2,376 |

Индивидуальные колебания сроков гибели в бескислородной среде, установленные на тех же видах ракообразных, показывают, что по этому признаку исследованные популяции также весьма неоднородны. Так, например, сроки гибели S. vetulus, выращенных до 12-дневного возраста, колеблются от 10 до 40 минут у особей, происходящих от речной популяции, от 120 до 150 минут у особей, происходящих от прудовой популяции

и от 10 до 90 минут у особей, происходящих из популяции, обитающей во временном водоеме.

Приведенные примеры показывают, что внутренняя эколого-физиологическая разнокачественность популяций представляет собой общее явление, касающееся не только второстепенных, но и весьма существенных для организма признаков. Возникает эта неоднородность, очевидно, как результат индивидуальных отклонений во взаимоотношениях организмов со всем комплексом условий среды. Если учесть, что организмы, принадлежащие к одной и той же популяции, могут находиться в далеко не одинаковых условиях питания, температуры, содержания кислорода и других факторов (чего мы стремились избежать в лаборатории), то становится ясно, что колебания эти в природных популяциях могут достигать еще бóльших размеров.

Огромное значение внутренней разнокачественности популяции, дающей материал для естественного отбора, для выработки новых приспособительных признаков, несомненно. Наряду с этим она имеет и другое очень важное биологическое значение — вследствие внутренней неоднородности может осуществляться процесс регуляции численности популяций. Это явление хорошо иллюстрируют примеры с моллюсками во временных водоемах, где, несмотря на очень ограниченную арену жизни и малое количество врагов, не наблюдается перенаселения обитающих в данных условиях популяций (обычно в различных временных водоемах обитает один, реже два вида моллюсков). В данном случае численность популяций ограничивается благодаря неоднородности составляющих ее особей по важнейшему для них признаку — способности переносить высыхание.

Теоретическое обобщение явлений регуляции численности популяций растительных организмов, как известно, осуществил Т. Д. Лысенко (1948а), введя в науку понятие самоизреживания видов. Сходное явление у животных организмов обнаружил Г. В. Никольский (1950).

Надо полагать, что через внутреннюю эколого-физиологическую неоднородность могут проявляться подобные приспособления, обуславливающие регуляцию численности данных популяций в конкретных условиях существования.

## Обсуждение результатов исследований

О путях выработки приспособлений. Разбирая эколого-физиологические особенности исследуемых животных, мы наблюдали их связь с морфологическими признаками. Возникает вопрос: какова же взаимная роль морфологических и физиологических признаков в возникновении разобранных нами приспособлений? Какие изменения можно считать первичными, какие вторичными?

Наличие резких эколого-физиологических отличий у форм, не имеющих или почти не имеющих морфологических различий, говорит о том, что *при изменении условий существования организмы приспосабливаются к новым условиям в первую очередь путем изменений физиологического характера, а за ними уже изменяются и морфологические признаки.*

Следовательно, мы принимаем физиологические изменения как первичные (по отношению к морфологическим) при формировании нового признака; но и среди самих физиологических функций далеко не все с одинаковой легкостью реагируют на изменения окружающей среды. Наиболее быстро меняются особенности поведения, как это справедливо отмечает Н. И. Калабухов (1950), говоря о причинах выработки приспособлений.

Этот начальный этап выработки приспособлений, ускользающий при обычных морфолого-систематических исследованиях водных животных и

далеко не всегда учитываемый в экологических работах, должен детально исследоваться с позиций учения И. П. Павлова. Особенности поведения, возникая как индивидуальные приспособительные реакции типа условных рефлексов, в процессе эволюции, очевидно, закрепляются как безусловные рефлексы, как особенности поведения групп организмов — популяции, экотипов, видов (Быков, 1950; Павлов, 1951).

Итак, особенности поведения, выраженные в рефлекторных реакциях, и связанные с ними изменения обмена веществ представляют собой начальные звенья сложнейших преобразований, ведущих к возникновению новых признаков у животных организмов, обладающих нервной системой.

С закреплением новых эколого-физиологических признаков внутри популяций изменяется форма существования данного вида, становятся многограннее его взаимоотношения со средой, расширяются возможности в борьбе за существование с другими видами. Возникновение новых эколого-физиологических признаков, наряду с другими особенностями, обуславливает богатство внутривидовых популяций, чем создаются условия процветания данного вида.

Далее, надо полагать, что выработка таких эколого-физиологических признаков, которые связаны с существенными изменениями обмена веществ, играет важную роль в процессе видообразования. Видообразование, как переход к качественно новым формам жизни в процессе развития живой материи, очевидно, обуславливается во взаимодействии с другими приспособительными изменениями и возникновением новых эколого-физиологических особенностей, отражающих определенную перестройку обмена веществ под влиянием изменившихся условий существования данной формы.

Экотипы животных. Сравнивая различные популяции одного и того же вида, обитающие в сходных, но пространственно разграниченных биотопах, например в различных временных или различных проточных водоемах (рис. 2, 3), мы обнаружили у них однотипные эколого-физиологические признаки, созданные естественным отбором в сходных условиях существования. Следовательно, изученные нами виды состоят из групп популяций, приспособленных к обитанию в приблизительно одинаковых условиях среды и выработавших вследствие этого ряд сходных эколого-физиологических признаков.

Подобные группы популяций именуются, согласно принятому у экологов-ботаников термину, экотипами (Синская, 1948; Шенников, 1950) и представляют собой внутривидовые формы, возникшие под воздействием экологических факторов, характерных для их местообитания. Экотипы различаются между собой по ряду морфологических, биологических и физиологических признаков, наследуемых потомством.

Если мы примем экотип как основную форму существования вида у животных организмов, то существующие в современной систематике, но часто не имеющие определенных критериев понятия подвидов, разновидностей, вариететов, морф (основанные почти исключительно на морфологических признаках) получат свое биологическое содержание, т. е. придут в соответствие с процессом, действительно совершающимся в живой природе. Некоторая часть существующих ныне внутривидовых систематических категорий при этом безусловно будет отброшена. Конечно, подобный пересмотр возможен только на основании подробных эколого-физиологических и генетических исследований. В настоящее время в зоологии экотипам наиболее соответствуют понятия о «расах» (Берг, 1934) и «экоформах» (Гербильский, 1950) — группах популяций, различимых по биологическим, эколого-физиологическим, а в некоторых случаях и по морфологическим признакам. Конечно, экотипы не могут представлять собой группы популяций с точно очерченной степенью родства и общностью приспособительных признаков. Надо думать, что экотипы могут быть

внутривидовыми группировками, более сложными и взаимосвязанными у одних и менее сложными у других видов животных.

Экотипы и акклиматизация. Эколого-физиологические различия внутри видов, как мы видели, могут быть столь резкими, что неучитывание их при решении таких насущных вопросов, как акклиматизация и разведение водных животных, явилось бы игнорированием влияния среды на свойства организмов и привело бы к грубым ошибкам.

Так, например, при заселении непроточного водоема (пруда, водохранилища) какими-либо видами водных животных, мы должны акклиматизируемый материал брать из наиболее сходных условий среды, т. е. также из непроточных водоемов, несмотря на то, что представители данного вида могут быть широко распространены и в текучих водах. Это необходимо потому, что, как было показано, обитатели стоячих и проточных вод резко отличаются по интенсивности процессов обмена, а пониженное содержание кислорода в стоячих водоемах может оказаться недостаточным для вносимых сюда обитателей проточной воды, и подобная интродукция положительного эффекта не даст.

Возьмем другой пример. Если мы заинтересованы в разведении кормовых объектов для рыб в периодически осушаемых, спускных водоемах (а надобность в этом безусловно есть при ведении рыбных хозяйств в спускных прудах и особенно при выращивании рыбы в мелких оросительных водоемах — Черфас, 1950), то материалом для подобного рода интродукций должны быть животные, приспособившиеся в естественных условиях к периодическому высыханию. Для этих целей наиболее удобными окажутся представители различных групп низших ракообразных, а кроме того, моллюски, обильно развивающиеся в различных временных водоемах. Наоборот, совершенно неправильной в ряде случаев была бы попытка разводить в периодически осушаемых водоемах представителей популяций водных животных из постоянных водоемов. Особенно ярко это видно на примере моллюсков, у которых большинство популяций, обитающих в постоянных водоемах, неспособно переносить длительный безводный период, в то время как представители этих же видов из временных водоемов прекрасно приспособлены к длительному высыханию.

Следовательно, объектом акклиматизации должен быть не вид в целом, а экотипы данного вида, т. е. при акклиматизации необходимо учитывать приспособления, возникающие у различных популяций в конкретных условиях существования. Это необходимо потому, что различные экотипы одного и того же вида могут резко отличаться по ряду важных в практическом отношении биологических и эколого-физиологических признаков (интенсивность обмена, скорость наращивания биомассы, стойкость к высыханию, температурные границы развития, плодовитость и т. п.).

Речь здесь идет, безусловно, не о попытке свести акклиматизацию к подбору «готовых» экотипов, ибо совершенно невозможно ни найти экотип, вполне соответствующий новым для него условиям, ни сохранить при интродукции его качества неизменными. Но при выборе объектов для акклиматизации необходимо всегда учитывать многообразие форм существования вида.

### Литература

Базикалова А. Я., 1941. Поглощение кислорода байкальскими амфиподами. Изв. АН СССР, 6.

Беляев Г. М., 1949. Осморегуляторные способности усоногих ракообразных, ДАН СССР, LXVII, 5.

Беляев Г. М. и Бирштейн Я. А., 1940. Осморегуляторные способности каспийских беспозвоночных, Зоол журн., XIX, 1.

Берг Л. С., 1934. Яровые и озимые расы у проходных рыб. Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. наук, № 5.

Быков К. М., 1950. Развитие идей И. П. Павлова, стеногр. отчет сессии, посв. пробл. учения Павлова.
Веселов Е. А., 1936. Исследования по физиологии крови рыб, Тр. Бород. биол. ст., IX, 1.
Горбильский Н. Л., 1950. Новый этап в истории отечественного рыбоводства и задачи науки, Вест. Ленингр. ун-та, № 8.
Европейцева Н. В., 1951. Приспособительная пластичность сига лудоги, рипуса и чудского сига на ранних этапах индивидуального развития, Научн., бюлл. ЛГУ, № 27.
Жадин В. И., 1926. К биологии моллюсков пересыхающих водоемов, Русск. гидроб. журн., V, 1-2.— 1928. Исследования по экологии и изменчивости Vivipara fasciata Müll., Моногр. Волжск. биол. ст., 3. - 1950. Жизнь пресных вод СССР. III. — 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР, М.— Л.
Калабухов Н. И., 1940. Физиологические особенности близких форм животных, Усп. совр. биол., XIII, 3. — 1950. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды, Харьков.
Кашкаров Д. Н., 1945. Основы экологии животных, изд. 2.
Кирпичников В. С., 1943. Экспериментальная систематика сазана (Cyprinus carpio L.), Изв. АН СССР, № 4.
Колпаков Е. В., 1929. О некоторых моллюсках в пересыхающих водоемах Юго-Востока Союза, Раб. Волжск. биол. ст., 3, 14.
Коржуев П. А., 1940. Потребление кислорода эритроцитами крови позвоночных животных, Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. биол., V, 5.
Кулаев С. И., 1929. Экология пиявок рода Herpobdella в связи с отношением их к пересыханию, Зап. биол. ст. в Болш., 3.
Лукин А. В., 1949. О роли температурного фактора в процессе приспособления организма рыб к условиям внешней среды, Изв. Казанск. фил. АН СССР, 1.
Лысенко Т. Д., 1948. О положении в биологической науке, Агробиология, изд. 4. - 1948а. Опытные посевы лесных полос гнездовым способом, там же.
Мейен В. А., 1940. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб, ДАН СССР, XXVIII, 7.
Мовчан В. А., 1948. Экологические основы интенсификации роста карпа (Cyprinus carpio L.), Киев.
Морозов А. В., 1951. О расхождении в росте молоди рыб и причинах этого расхождения, Зоол. журн., XXX, 5.
Никольский Г. В., 1950. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб, Зоол. журн., XXIX, 1.
Павлов В. А. и Кролик Б. Г., 1936. Исследования по физиологии крови рыб, I, Тр. Бород. биол. ст., IX, 1.
Павлов И. П., 1951. Новые исследования по условным рефлексам, Полное собр. соч., III, кн. 2.
Рубашев С. И., 1936. Исследования по физиологии крови рыб, IV, Тр. Бород. биол. ст. IX, 1.
Синская Е. Н., 1948. Динамика вида, Сельхозгиз.
Талиев Д. Н. и Коряков Е. А., 1948. Потребление кислорода байкальскими Cottoidei, ДАН СССР, LIX, 4.
Черфас Б. И., 1950. Задачи рыбоводства в районах лесных полезащитных зон, Тр. Всесоюзн. гидроб. об-ва, II.
Шенников А. П., 1950. Экология растений, Сов. наука.
Шкорбатов Ю. Л., 1950. Влияние условий среды на физиологические особенности близких форм пресноводных моллюсков, ДАН СССР, LXX, 6.
Baily L., 1939. Physiological group differentiation in Lymnaea columella, Amer. Hygiene, monogr. ser., 14.
Bodenheimer F., 1938. Problems of animal ecology, Oxford, I.
Mattox N. T., 1949. Effect of dryng on certain marine snails form Puerto Rico, Ecology, 30, 2.
Mayer A. G., 1914. The effects of temperature upon tropical marine animals, Carnegie Inst. Wash., P. 183, 6.
Munro Fox H., 1936. The activity and metabolism of poikilothermal animals in different latitudes, Proc. Zool. Soc., 4.— 1938. The activity and metabolism of poikilothermal animals different latitudes, III, Proc. Zool. Soc., Ser. A, 4. - 1939 The activity and metabolism, V. Proc. Zool. Soc., Ser. A, v. 109.
Munro Fox H., Simmonds B., Washbourn R., 1935. Metabolic rates of ephemerid nimphs from swiftly flowiny and from still waters, J. Exp. Biol., XII, 1, 2.
Park T., Geregg R. a. Lutherman L., 1940. Toleration experiments by ecology classes, Ecology, 21
Sumner F. B. a. Sargent M. C., 1940. Some observations on the physiology of warw sping fishes, Ecology, 21, 1.
Wingfield C. A., 1939. The activity and metabolism of poikilothermal animals in different latitudes, IV, Proc. Zool. Soc., Ser. A, 1.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# ИСКУССТВЕННЫЕ ЛЕСОНАСАЖДЕНИЯ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ УКРАИНЫ И ГИДРОБИОЛОГИЯ ПРУДОВ

Г. Б. МЕЛЬНИКОВ

Днепропетровский научно-исследовательский институт и кафедра гидробиологии Днепропетровского государственного университета

Директивы XIX съезда Коммунистической партии Советского Союза по пятому пятилетнему плану развития СССР на 1951—1955 годы в области рыбной промышленности ставят задачу: «Осуществить проведение больших работ по рыбоводству с целью увеличения рыбных запасов, особенно во внутренних водоемах» [1]. В связи с этим положительное значение приобретают исследования внутренних водоемов, направленные на изучение закономерностей жизни в них, на изучение их кормовой базы для рыб с целью разработки мероприятий по рыбохозяйственному использованию этих водоемов в интересах Советского государства.

Наша работа посвящена изучению гидробиологического режима облесенных и необлесенных прудов и показу фактических данных, свидетельствующих о положительном влиянии лесных насаждений на гидробиологию прудов.

В 1950—1951 гг. были проведены (Г. Б. Мельников, И. П. Лубянов, А. В. Евдушенко, Р. С. Ровинская) маршрутные и стационарные гидробиологические и рыбохозяйственные исследования степных овражно-балочных необлесенных прудов Днепропетровской области и облесенных прудов Велико-Анадольского лесничества Сталинской области, где в конце прошлого столетия осуществляла свою деятельность экспедиция В. В. Докучаева.

Большинство степных необлесенных овражно-балочных колхозных прудов, а их нами исследовано около 45 в 15 районах Днепропетровской области, построено на сухих балках или оврагах и питаются главным образом талыми и ливневыми и редко родниковыми водами.

Плотины большинства таких прудов земляные, водоспусков не имеют. Водосборную площадь прудов, расположенных в населенных пунктах, представляет территория последних, а прудов, расположенных за пределами населенных пунктов, колхозные поля. Необлесенные пруды вместе с потоками дождевой и талой воды получают большое количество мелкозема и органических веществ, особенно те, которые расположены на территории населенных пунктов.

Площадь большинства необлесенных прудов невелика — 1, 3, 5 га, и таких прудов имеется 56%; с площадью от 5 до 10 га — 16%, с площадью от 70 до 100 га и выше — 5%.

Площадь прудов при нормально подпертом горизонте является в полтора-два раза большей, чем фактическая в летний период. Это значит, что уровень воды в необлесенных прудах сильно падает и площадь их значительно сокращается.

---

[1] Директивы XIX съезда партии по пятому пятилетнему плану развития СССР на 1951—1955 годы, Госполитиздат, 1952, стр. 12.

Дно большинства необлесенных прудов заилено, толщина ила доходит до 1—1,5 м; значительное заиление не является благоприятным фактором для развития донной фауны.

Площадь мелководья в прудах большая и нередко занимает половину всей площади прудов; в верховье многие пруды заросли жесткой и мягкой водной растительностью, что является нежелательным, так как этим создаются благоприятные условия для развития личинок комаров, в том числе малярийных.

Зеленого фильтра, т. е. лесопосадок, вокруг прудов нет, и это приводит к тому, что, будучи открытыми со всех сторон, пруды сильно испаряют воду, а во время таяния снега и во время дождей все то, что смывается с водосборной площади, без задержки попадает в пруды, которые перегружаются мелкоземом и органическими веществами. Заморные явления в связи с этим в прудах нередки. «Цветение» водорослей имеет место в 80% прудов.

Температура воды летом в прудах достигает 23—24°, нередко 27°. Прозрачность воды сравнительно низкая — 5, 15, 20 см, редко 35—55 см.

Два облесенных пруда — Большой и Парковый, которые исследованы нами летом в 1951 г., построены на балке Кашлагач в конце прошлого столетия (на территории Велико-Анадольского лесничества Сталинской области).

**Химический состав воды овражно-балочных необлесенных и облесенных степных прудов**

| | Овражно-балочные необлесенные пруды | Облесенные пруды Велико-Анадольского лесничества |
|---|---|---|
| pH | 7,4—8,65 | 7,9—8,35 |
| $CO_2$ свободная, мг/л | 0,0—8,8 | 1,1—4,4 |
| $CO_2$ карбонатная, мг/л | 0,0—35,2 | 0 |
| $CO_2$ бикарбонатная, мг/л | 88,0—334,4 | 158,4—237,6 |
| $O_2$, мг/л | 5,43—17,47 | 8,41—9,86 |
| $O_2$ в % насыщения | 61,49—207,72 | 96,0—114,3 |
| Окисляемость в мг $O_2$/л | 7,22—45,88 | 10,98—15,27 |
| Пятисуточное потребление $O_2$ | 1,78—16,65 | 3,52—6,84 |
| Пятисуточное потребление $O_2$ в % | 20,74—100 | 36,8—69,3 |
| $NO_4^{+}$, мг/л | 0,08—2,0 | 0,8 |
| $NH_2^{-}$, мг/л | 0,001—0,4 | 0,001—0,002 |
| Fe общее, мг/л | 0,05—1,0 | 0,05—0,3 |
| $Cl^{-}$, мг/л | 34,99—2687,80 | 71,55—79,5 |
| $SO_4^{--}$, мг/л | 99,58—2259,96 | 477,44—491,33 |
| $HCO_3^{-}$, мг/л | 176,96—463,75 | 219,67—329,51 |
| $Ca^{++}$, мг/л | 50,14—353,80 | 107,58—121,27 |
| $Mg^{++}$, мг/л | 18,79—794,68 | 38,02—44,57 |
| $Na^{+}$, мг/л | 49,45—1004,87 | 151,8—198,26 |
| Сумма минеральных веществ, мг/л | 506,07—7064,75 | 1087,6—1242,8 |

Площадь Большого пруда составляет 12 га, плотина его земляная, питается пруд атмосферными и грунтовыми водами; почти везде у берегов пруда есть насаждения леса с господством дуба, и только на правом берегу имеется небольшой участок целинной степи, а за ней снова лес. Высшая водная растительность представлена в пруде слабо. Глубина пруда 5—6 м, прозрачность воды 25—26 см, температура воды летом 24,5°.

На 1,5 км ниже Большого пруда на той же балке Кашлагач расположен другой, так называемый Парковый, пруд площадью 2,5 га; плотина этого пруда тоже земляная с водоспуском; питается пруд атмосферными и грунтовыми водами и периодически пополняется водой из Большого пруда. Установленная на одном из берегов Паркового пруда водо-

качка регулярно берет воду для технических нужд одной железнодорожной станции; для этой цели и были построены пруды.

Широколиственные лесонасаждения с преобладанием дуба плотно обрамляют Парковый пруд. Глубина Паркового пруда составляет 1—1,5 м, прозрачность 35—36 см, температура воды летом 25—26°.

Сравнительно большой материал по гидрохимии необлесенных и облесенных степных прудов сведен в таблице.

Анализ данных таблицы свидетельствует о том, что облесенные пруды по сравнению с необлесенными, судя по окисляемости, менее загрязнены органическими веществами, меньше содержат минеральных веществ. По классификации Н. М. Книповича (цит. по Алекину, 1948) вода обеих указанных выше групп прудов относится к категории солоноватых, но сумма минеральных веществ в облесенных прудах не превышает 1242,8 мг/л, а в необлесенных она доходит до 7064,75 мг/л.

В солевом составе облесенных прудов доминируют сульфаты, а в необлесенных — хлориды.

## Гидробиология прудов

Фитопланктон необлесенных степных прудов характеризуется значительным развитием таких групп водорослей, как протококковые, эвгленовые, синезеленые и диатомовые. Руководящими из протококковых являются Ankistrodesmus falcatus, A. f. v. acicularis, A. f. v. mirabile, Scenedesmus acuminatus, S. quadricauda, S. q. v. alternans, Selenastrum minutum; из эвгленовых — Colacium vesiculosum, Euglena polymorpha, E. charkowiensis, E. acus, Lepocinclis salina, Trachelomonas volvocina; из синезеленых, вызывающих нередко «цветение»,— Aphanizomenon flos aquae, Anabaena flos aquae, Microcystis aeruginosa, Oscillatoria planctonica; из диатомовых есть много показателей высокой минерализации — Amphiprora alata, Gyrosigma macrum, Navicula cryptocephala, N. radiosa, N. hungarica, Rhoicosphenia curvata, Cyclotella Meneghiniana, Stephanodiscus Hantzschii.

Общее количество клеток в 1 л воды достигает летом 6917,6—61 751,2 тыс.

В облесенных прудах фитопланктон состоит, главным образом, из протококковых и эвгленовых.

Протококковые чаще всего представлены видами: Crucigenia emarginata, S. quadricauda, S. bijugatus, S. arcuatus, S. acuminatus, Coelastrum microporum, Actinastrum rhaphidioides и др.; эвгленовые — C. vesiculosum, L. salina, T. volvocina, T. caudata, Phacus pleuronectes. Диатомовые большой роли в этих прудах не играют, и еще слабее здесь представлены синезеленые.

Общее количество клеток в 1 л воды в этих прудах 1955—10 330 тыс.

Зоопланктон необлесенных прудов качественно разнообразен за счет развития ряда эвритопных коловраток: Brachionus angularis, Keratella guadrata, K. cochlearis, Polyarthra trigla, Filinia longiseta, Schizocerca diversicornis. Среди Copepoda здесь часто встречаются Cyclops strenuus, Acanthocyclops vernalis, Diaptomus bacillifer, Paradiaptomus alluaudi, а среди Cladocera — Daphnia longispina, D. pulex, D. cucullata cucullata, Moina rectirostris, Bosmina longirostris. В сильно минерализованных прудах, где сумма минеральных веществ свыше 7000 мг/л встречаются коловратки-галофилы Brachionus plicatilis и Pedalia fennica.

Количество зоопланктеров в 1 м³ воды летом здесь достигает 33,65—1752,0 тыс., что соответствует титру зоопланктона 0,16—15,9 г/м³.

В облесенных прудах зоопланктон качественно небогат, и руководящими видами здесь являются в общем те же, что и в необлесенных прудах. Но в то же время в облесенных прудах нет ряда типично пру-

довых форм, и, кроме того, эти пруды характеризуются количественным богатством зоопланктона: здесь в 1 $м^3$ воды имеется летом 552—1758 тыс. зоопланктеров, что соответствует титру зоопланктона 20,6—110,9 $г/м^3$, причем это богатство идет за счет Copepoda и Cladocera, весьма ценных с рыбохозяйственной точки зрения, так как за счет их, главным образом, питается молодь всех рыб. Особенно большого количественного развития достигают здесь веслоногие — Cyclops strenuus и ветвистоусые — B. longirostris и M. rectirostris.

Зообентос необлесенных степных прудов в количественном и качественном отношении сравнительно беден. Это обстоятельство обязано гипераккумуляции мелкозема и органических веществ, угнетающих развитие донных животных, как указывают на это В. И. Жадин (1946 и 1950) и С. М. Ляхов (1949).

В зообентосе необлесенных прудов доминируют олигохеты, легочные моллюски и много имеется водных насекомых. Фауна илистого дна состоит главным образом из олигохет-тубифицид и личинок тендипедид. Жаберных моллюсков и высших ракообразных в этих прудах почти нет. Количество донных животых на 1 $м^2$ площади дна равно 60—1660 экз.; биомасса их составляет 0,172—2,5 г.

В облесенных прудах доминирующее положение в зообентосе принадлежит пелофильным личинкам тендипедид, количество которых на 1 $м^2$ площади дна 420—1270 экз. Наибольшего количественного развития здесь достигают Tendipes f. l. semireductus, T. f. l. plumosus, Procladius, которые находят в таких прудах большое количество пищи в виде растительных остатков.

Кроме тендипедид, значительное место в развитии донной фауны занимают в облесенных прудах олигохеты — Limnodrilus hoffmeisteri, L. udekekemianus, Tubifex tubifex, которые питаются иловыми частицами с массой бактерий на них; роль последних как пищи для гидробионтов установлена А. Г. Родиной (1949 и 1949а). Количество олигохет на 1 $м^2$ площади дна 200—270 экз.

Общее количество донных организмов на 1 $м^2$ площади дна в облесенных прудах 630—1550 экз.; биомасса их составляет 3,42—9,81 г. Это богаче той биомассы, которая имеется в необлесенных степных прудах, потому что в облесенных прудах условия для развития донной фауны являются более благоприятными, так как здесь в меньшей степени выражена гипераккумуляция мелкозема и органических веществ, которые задерживаются зеленым фильтром лесных насаждений.

Лесные насаждения вокруг прудов дают, кроме того, приют многим имаго водных насекомых — тендипедидам, стрекозам, поденкам и др., а на территории необлесенных прудов они часто уносятся далеко за пределы прудов ветрами и бурями.

Характерной особенностью донной фауны облесенных и многих необлесенных степных прудов является преобладание в их составе вторично-водной фауны над относительно бедной первично-водной — обстоятельство, связанное с тем, что эти пруды построены на балках или оврагах, вблизи которых нет крупных водоемов, богатых первично-водной фауной — жаберными моллюсками, высшими ракообразными и др.,— поэтому заселение таких прудов идет за счет водных насекомых, и прежде всего тендипедид.

## Заключение

В заключение отметим, что благоприятные для рыбного хозяйства гидрохимические и гидробиологические показатели облесенных прудов обусловлены тем, что пруды расположены среди искусственного леса, созданного в степи и обеспечивающего образование микроклиматической лесной обстановки, препятствующей испарению воды и аккумуляции солей. Поэтому облесенные пруды, и в частности пруды Велико-Анадоль-

ского лесничества, существующие уже свыше 60 лет, сохраняют постоянный уровень воды, не засоляются, не загрязняются, слабо заиливаются и в общем сохраняют признаки зрелой молодости; никаких признаков деградации в них не наблюдается.

Эти пруды вполне пригодны для рыборазведения, и, по свидетельству В. А. Мовчана (1952), карп достигает здесь за одно лето 800 г. По классификации Д. О. Свиренко (1922), эти зрелые пруды, которые, как показывают наши исследования, в связи с тем, что они находятся среди леса, представляют пример устойчивости прудов, испытывающих на себе положительное средообразующее влияние полезащитных полос и лесных насаждений.

## Литература


Алекин О. А., 1948. Общая гидрохимия, Л.

Жадин В. И., 1946. Эрозия почв как гидробиологический фактор, Природа, 9. — 1950. Жизнь в искусственных водоемах, Жизнь пресных вод, III.

Ляхов С. М., 1949. О значении полезащитных лесных полос для повышения биологической продуктивности степных водоемов, Природа, 5.

Мовчан В. А., 1952. Стави і водойми біля міст і використання їх для рибництва, Вісник АН УРСР, 1.

Родина А. Г., 1949. Бактерии как пища водных животных, Природа, 10.— 1949а. Роль бактерий в питании личинок тендипедид, ДАН СССР, 67, 6

Свиренко Д. О., 1922. Микрофлора сточных водоемов, Харьков.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# О ВИДЕ В ЗООЛОГИИ[1]

Н. А. ГЛАДКОВ

Зоологический музей Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Понятие о виде (species) существует в биологической науке более 200 лет. За это время произошли исключительно крупные изменения в естествознании. Эволюционное учение Дарвина сменило старые креационистические представления, а победа передового мичуринского направления над идеалистическим неодарвинизмом окончательно поставила биологию на твердую материалистическую основу.

Естественно, что эти изменения должны были соответствующим образом отразиться и на наших представлениях об одной из основных категорий познания органического мира — на понятии о виде.

Эволюционное учение Дарвина разбило представление о видах как о чем-то неизменном и друг с другом не связанном. Вид стал динамичным, грани между видами получили относительное значение, стало ясно, что виды изменяются и в процессе этого изменения одни виды возникают из других. В дальнейшем неодарвинистические искажения эволюционного учения внесли в науку ряд новых представлений. Появились линнеоны, жорданноны, чистые линии. Было предложено рассматривать линнеевский вид как систему. Таким образом, возникла угроза исчезновения вида из обихода представлений биолога. Помимо антинаучных попыток заменить понятие вида категориями менделевской генетики, возникла также тенденция упразднить понятие вида, заменив его понятием «круга форм» (Ренш, Клейншмидт). Победа передового мичуринского учения в биологии сделала возможным и необходимым освобождение систематики от чуждых ей наслоений.

Обращаясь к практике работ систематика, необходимо прежде всего отметить, что Линней, описавший в своей Systema Naturae большое количество видов животных и растений, сделал, в конечном счете, очень мало ошибок и большинство описанных им видов (по крайней мере это относится к высшим позвоночным) прочно вошло в науку. Некоторые ошибки Линнея могут быть рассматриваемы как простые промахи. Например, Линней описал самца и самку кряковой утки как два самостоятельных вида — Anas platyrhynchos и Anas boschas. Затем довольно значительное количество видов Линнея с расширением представления о географической изменчивости оказалось подвидами других видов, иногда им же самим описанных. Я думаю, малое количество промахов, допущенных Линнеем при пользовании им главным образом морфологическим критерием вида и при отсутствии правильных теоретических представлений о виде, объясняется прежде всего тем, что Линней привел в порядок и дал названия тем видам, которые опытом предыдущей работы науки были уже хорошо проверены как виды.

Значительно больше ошибок допустили следовавшие за Линнеем исследователи, которые, не зная всей широты изменчивости вида, считали

[1] Печатается в дискуссионном порядке.

возможным описывать новые виды по самым незначительным отличиям одних особей от других. Таким образом, в качестве самостоятельных видов описывались проявления индивидуальной изменчивости и изменчивости сезонной. Особенно много подобных описаний сделал в орнитологии Х. Л. Брем, и теперь многие описанные им формы сведены в синонимы.

Выявление подобного рода ошибок требует кропотливой работы, но все же принципиальных затруднений не представляет, так как эти ошибки не связаны с принципами воззрений на вид.

Значительно важнее те изменения в систематике, которые связаны с определением, должна ли описанная форма расцениваться как самостоятельный вид или же она представляет ту или иную форму существования уже известного вида.

Уже несколько десятилетий в систематике происходит процесс слияния ряда форм, описанных в качестве самостоятельных видов, в один вид, а эти формы рассматриваются как подвиды. Очень большое количество подвидов, описанных в конце прошлого и главным образом в начале настоящего столетия, ликвидируется как неоправданные материалом (напомню, что, боясь опоздать с открытием «нового», некоторые авторы позволяли себе описание подвидов в полном смысле слова «на всякий случай», на случай, если различия в дальнейшем будут признаны имеющими таксономическое значение).

Сведение необоснованно описанных подвидов в синонимику требует хорошего знания материала, но суждение о подвидовом или видовом значении описываемой формы связано, кроме того, с признанием определенных объективных критериев, обязательных для всех исследователей и связанных с общебиологическими представлениями исследователя. К таким представлениям относятся, например, признание или непризнание разделения групповой изменчивости организмов на наследуемые и ненаследуемые (так называемая морфа и подвид) и др.

Мне кажется, что правильное понимание вида возможно только на основе правильного представления о различных формах его существования и в первую очередь подвидах. Именно в этой плоскости встречают больше всего затруднений в своей практической работе систематики, и эти затруднения являются объективным отражением недостаточной ясности теоретической стороны вопроса.

Полагая, что каждое возникшее изменение, особенно групповое, может служить основой для дальнейших изменений, приводящих в конечном счете к образованию нового вида, многие исследователи стремились одно время обозначить эти изменения как «этапы видообразования», выделяли, кроме подвидов, «племя», или «нацио», намечалось стремление подмечать различия и внутри нацио. Однако различие между подвидом и племенем чисто количественное, и дать объективное разделение этих понятий невозможно. Подвиды могут различаться большим числом признаков и совсем немногими признаками,— они все равно остаются подвидами, и нет никакой надобности вводить в систематику излишнюю категорию «племя», связанную к тому же с введением четверной (квадринарной) номенклатуры. Тем более, что систематика отнюдь не может ставить себе задачу уловить и расположить в таксономической системе все возможные «этапы возникновения вида».

Что касается подвидов, то все они должны рассматриваться как совершенно равнозначные формы существования вида. В связи с этим полезно в чисто практическом отношении называть ту форму существования вида (т. е. тот подвид), по которой впервые было дано название виду, как номинальную форму (или номинальный подвид), но не как типичную или, тем более, не как «основную» форму. Название типичный подвид в строгом смысле слова означает, что вид был описан по особям, принадлежащим к данному подвиду. Однако, как показывает история систематики, этому выражению придают нередко иной, можно сказать генетический смысл,

употребляя его как синоним «исходной» формы. Формальная неправильность подобной замены понятий очевидна, так как первоописание вида производится нередко по заведомо «нетипичным» особям, выбор особей для описания вида (или подвида) основан на случае. Важно тем не менее не это. Важно, что вкладывание в понятие типичного подвида генетического смысла основано на неправильном представлении, что существует известная группа особей, которая представляет собой исходное — вид, и другая группа особей, несколько отличная от первой, ее производное,— подвид. На самом деле существует, соответственно двум группам особей, два подвида, которые вместе составляют вид, последний вне этих подвидов не существует. На непонимании этого обстоятельства и основывался, в сущности говоря, спор о том, не следует ли в систематике понятие вида заменять понятием круга форм.

Известным отражением этого спора была так называемая «широкая концепция» вида, которая привела к укрупнению вида, теоретически вполне оправданному, но не во всех еще случаях правильно проведенному. Известным отрицательным моментом широкой концепции вида было перенесение центра внимания на подвид (или географическую расу), как на основную категорию, с которой имеет дело биолог. В последние годы, однако, значение вида как основной категории систематики вновь восстанавливается.

Таким образом, и в наше время основной вопрос, который должен быть правильно разрешен для понимания вида, это вопрос о соотношении подвида и вида, или, как говорят, вопрос о таксономических границах вида. Остаются в силе слова, сказанные более 40 лет назад Семеновым-Тян-Шанским (1910),— что если вопрос о реальном существовании вида не может возбуждать сомнений, то вопрос о его таксономических границах все еще остается неразрешенным. Добавлю только, что, несмотря на неразрешенность этого вопроса и несмотря на известный разнобой в практическом толковании отдельных форм, все же наука подходит к выделению видов в основном правильно.

Чтобы не возбуждать лишних сомнений, укажу сразу, что термин «разновидность» в настоящее время в зоологической систематике не применяется. Это неопределенный термин, который может быть применен к явлениям различного порядка. Он имел известное значение в первые годы развития эволюционного учения, когда в каждом индивидуальном отличии особи стремились видеть первые признаки дивергенции, т. е. начало видообразования. Теперь мы хорошо знаем, что амплитуда индивидуальной изменчивости очень широка и все равно, располагаются ли индивидуальные изменения по кривой нормального распределения или значительно отклоняются от нее, располагаясь дискретно, выделение «разновидностей» не имеет смысла. Систематика интересуют групповые изменения и из них главным образом географические.

Подобные групповые изменения, охватывающие всех или почти всех особей на определенной части территории вида, характеризуют подвид, или, как принято говорить в зоологии, географическую расу. Подвид можно рассматривать, таким образом, как исторически обусловленную реакцию вида на измененные условия существования в части ареала вида. Вид также есть исторически обусловленный результат определенных условий существования. В этом отношении различий между видом и подвидом не существует, да и не может быть по самому смыслу понятий, так как подвид есть часть вида — форма его существования. Последнее, однако, не дает оснований для отрицания качественного различия между этими двумя категориями. Качественное отличие вида от подвида состоит уже в том, что подвид представляет собой часть вида (но не его ответвление). В этом смысле слова подвид не должно рассматривать в качестве «ступеньки» к образованию вида, отличной от вида только количественно.

Отмечу в связи с этим различие в содержании понятий трех стоящих одна над другой систематических категорий. Речь идет о роде, виде и подвиде. Род состоит из видов, может быть и мономорфный род, состоящий всего только из одного вида. Напротив, вид не состоит из подвидов, но разделяется на них, число подвидов в виде не может быть меньше двух.

Признав, что подвид есть какая-то географически обособленная часть вида и что в своей принадлежности к виду все подвиды равнозначны, мы принимаем принципиальное различие между видом и подвидом и не разделяем представления, что основное содержание подвида — это переход к новому виду. Однако признание качественного различия между этими двумя категориями не снимает практических трудностей в определении того, считать ли ту или иную рассматриваемую форму в качестве самостоятельного вида или в качестве одной из форм существования вида, т. е. в качестве подвида. История систематики показывает, что основные изменения в систематике низших систематических категорий (если не считать исправления отдельных, хотя и многочисленных ошибок) сводятся к вопросу о проведении конкретных границ между видами и подвидами.

Вид есть объективно существующая реальность. Критерии, на основании которых производится разграничение видов и подчиненных виду категорий, также объективны. Однако они не абсолютны и иногда противоречивы, так как случается, что объективные критерии вида дают иногда противоположные результаты.

Морфологический критерий вида предусматривает определенную степень морфологического сходства между особями, принадлежащими к одному виду, и наличие так называемого гиатуса (т. е. отсутствия промежуточных особей) между разными видами. Морфологический критерий не исключает того, что принадлежащие к одному виду особи могут порой очень сильно отличаться друг от друга — самец и самка, осенний и зимний наряд, сезонные генерации, возрастная изменчивость, географическая изменчивость и, наконец, индивидуальная изменчивость, проявляющаяся иногда в ярко выраженном полиморфизме (многие из указанных различий дали в свое время основание для ошибочного описания новых видов). В некоторых случаях отдельные особи (или группы особей) одного вида могут различаться между собой в этом отношении значительно сильнее, чем различаются особи, принадлежащие к разным видам.

Значительную помощь в понимании существа морфологических отличий и сходств оказывает нам положение, что рассматриваемые группы особей имеют в конечном счете общее происхождение, взаимно друг с другом скрещиваются и закономерно повторяются в поколениях. Этими последними словами мы уже выходим за пределы морфологического критерия, подкрепляя его другими. Перед тем как рассматривать их, укажу, что в разграничении вида и подвида морфологический критерий требует в случае вида наличия морфологического гиатуса (отсутствия переходных особей), в случае подвида — отсутствия гиатуса (наличия переходных особей).

Особи, принадлежащие к одному и тому же виду, даже и при значительном иногда несходстве, свободно между собой скрещиваются, в то время как особи разных видов, даже и мало отличающиеся, как правило, не скрещиваются. Возможность свободного скрещивания обуславливает общее происхождение морфологически различных, но принадлежащих одному виду особей. Какова бы ни была амплитуда изменчивости вида, все отдельные варианты изменчивого ряда связаны между собой возможностью свободного скрещивания. Отдельные особи сарыча (Buteo buteo) осоеда (Pernis apivorus) и самцы турухтанов в брачном наряде внешне отличаются друг от друга значительно сильнее, чем два вида гаичек (Parus palustris и Parus atricapillus) или два вида соловьев (Luscinia luscinia и Luscinia megarhynchos). Между тем нет никаких сомнений в при-

надлежности всех осоедов к одному виду; то же относится к канюку и турухтанам.

Таким образом, все формы существования вида (в том числе подвиды) обладают потенциальной возможностью свободного скрещивания. Виды, как правило, не скрещиваются. Это так называемый физиологический критерий, применение которого основано на предположении, что нескрещивание есть хороший показатель возникновения существенных физиологических различий между рассматриваемыми группами особей. Применение физиологического критерия[2] оказывает систематику существенную помощь в разграничении видовых и межвидовых форм, но далеко не во всех случаях дает безусловно надежные результаты. Во-первых, существуют исключения — заведомо разные виды могут иногда скрещиваться и давать потомство (обычно, однако, бесплодное); во-вторых, при наличии географического разобщения групп особей нет возможности судить, есть ли у них физиологическая разобщенность или нет.

В дополнение к названным двум принципам при разграничении форм широко применяется так называемый географический критерий — все близкие формы, географически друг друга замещающие (викарирующие), должны считаться подвидами (географическими расами). Предполагается при этом, что у них сохраняется потенциальная возможность скрещивания, которая практически не осуществляется ввиду отсутствия между формами непосредственного территориального контакта. Как правило, в месте смыкания ареалов этих форм существуют (соответственно переходным условиям существования) переходные особи, поэтому возможность скрещивания практически не может быть проверена. В более редких случаях в месте стыка ареалов встречаются «типичные» представители подвидов и наряду с ними в той или иной мере промежуточные особи. Последние можно рассматривать как результат скрещивания.

Географический критерий последовательно и широко применяется в систематике, в особенности в орнитологической. Применение его позволило правильно разобраться в отношениях многих форм, что привело к указанному уже ранее укрупнению вида. Однако применение этого критерия как абсолютного привело некоторых систематиков к совершенно неприемлемому идеалистическому представлению о круге форм и также о круге видов. Представление о круге форм, признавая весьма широкую изменчивость в пределах вида, в то же время воздвигало абсолютные грани между ними (или кругами форм — Formenkreis,— по терминологии Клейншмидта), вплоть до признания невозможности изменения одного вида в другой[3].

Большие затруднения в применении географического критерия возникают по отношению к формам, территориально удаленным от родственных форм, и которые не имеют переходных друг к другу особей. Это относится главным образом к островным формам, которые иногда отличаются от материковых значительно сильнее, чем материковые между собой, и часто не имеют переходов к ним, тогда как у последних переходы, как правило, обнаруживаются. Морфологический и физиологический критерий, таким образом, позволяют считать названные островные формы видами, тогда как географический критерий, выражающийся в викарировании, побуждает нас все же считать их подвидами. В этом случае приходится учитывать весь круг географической изменчивости вида, и тем не менее полной

---

[1] Имеются в виду непосредственные наблюдения в природе — пары, составленные из представителей разных подвидов, а кроме того, наличие особей, которых можно считать гибридными. Последнее может быть установлено и на коллекционных материалах.

[3] Как известно, Клейншмидт признавал обычную органическую эволюцию в пределах каждого круга форм (которые у Клейншмидта заменяли линнеевский вид, будучи крупнее его по объему), но настаивал на специальном акте творения для каждого круга форм. Книга, в которой Клейншмидт развивал эти взгляды, вышла в 1930 г.

уверенности в оценке островной формы как подвидовой не может быть. Обратное явление, когда две близкие формы имеют общий ареал и не скрещиваются, служит обычно достаточной гарантией, что эти формы принадлежат к разным видам.

Совместное применение всех трех указанных выше критериев особенно, если учитывать и биологические данные, даст возможность систематику правильнее ориентироваться в разнообразии форм животного мира. В некоторых случаях, однако, приходится применять географический критерий, при невозможности пользоваться физиологическим, но тогда, как сказано, полной уверенности, что соотношение форм определено нами правильно, нет.

Есть еще группа фактов, которая явным образом выходит из возможностей разрешения их при помощи упомянутых выше объективных критериев. Эти случаи достаточно хорошо разобраны в советской литературе (Дементьев, 1936; Гептнер, 1936), многие подобные случаи упоминаются также в переведенной на русский язык книге Майра (1947).

Большая синица (Parus major) представлена рядом географически друг друга замещающих форм; крайние из них (P. m. major и P. m. minor) морфологически разошлись очень сильно, ареалы их частично совпали (на Хингане), и в месте совпадения ареалов они ведут себя по отношению друг к другу как виды. Признать их за виды не позволяет цепь промежуточных форм, которые относятся друг к другу как несомненные подвиды (географические расы). Есть формы, имеющие значительное совпадение ареалов, но они, повидимому, свободно скрещиваются и в местах совпадения ареалов имеются особи в той или иной степени переходные (например, темный и рыжий дрозды Науманна, краснозобый и чернозобый дрозды и т. д.). Маскированная трясогузка Средней Азии и Алтая очень хорошо отличима от более северных форм белой трясогузки, частично ее ареал совпадает с ареалом Motacilla alba dukhunensis, M. a. baicalensis и M. a. ocularis, однако смешения и образования переходных форм не отмечается (как исключение, известны пары, составленные из представителей двух разных подвидов — маскированной и западносибирской трясогузки). Есть все основания считать маскированную трясогузку самостоятельным видом, и только наличие в отдалении от рассматриваемых форм (в северо-западной Африке) переходной формы M. a. subpersonata принуждает включить маскированную трясогузку в вид Motacilla alba, в качестве одной из его географических рас.

Значительно сложнее обстоит дело с желтыми трясогузками. В распространении отдельных форм этого вида мы встречаемся с значительным нарушением географического критерия, согласно которому каждый подвид имеет самостоятельный ареал и не может встречаться совместно с другими подвидами. Форма M. f. thunbergi, будучи в общем северной формой, на очень большом протяжении живет бок о бок с номинальной формой, а эта последняя встречается на юге вместе с черноголовой и, повидимому, не смешивается с ней. Признать желтоголовую и черноголовую трясогузок за отдельные виды мы, однако, не можем ввиду наличия переходных особей. Положение осложняется вклиниванием в ареал номинальной формы птиц, не отличимых от западносибирской M. f. beema и даже от джунгарской M. f. leucocephala. В общем у желтой трясогузки мы имеем довольно пеструю картину наличия ряда цветовых вариаций, которые в некоторой мере обособлены географически, и там, где они обособлены, живут в различных условиях (в разных биотопах); однако в местах совместного гнездования они биологических различий не обнаруживают (в частности, в противоположность мнению некоторых исследователей, трясогузки flava и thunbergi во многих местах живут в одном и том же биотопе).

В данном случае критерии, которыми мы обычно пользуемся, не дают возможности правильного выделения подвидов, точно так же как и самый объем вида определяется в значительной степени условно.

Я не вижу необходимости перечислять здесь все довольно многочисленные случаи подобного рода. Они все описаны в зоологической литературе и достаточно хорошо разобраны [4]. Я упомянул их здесь только, чтобы показать, что иногда особи, принадлежащие к разным формам существования вида, ведут себя друг по отношению к другу в одних отношениях как представители разных подвидов (т. е. действительно как формы существования вида), в других отношениях как представители самостоятельных видов. Это не результат нашего незнания или неумения найти необходимый критерий, но объективно существующее в природе явление.

Этим мы признаем, что видообразование в животном мире происходит через подвидовое обособление части вида, которое с течением времени приобретает значение видового. Подвид — это не ступенька к образованию нового вида, но количественное накопление (в зависимости от изменений условий существования) отличий одной формы существования вида (т. е. подвида) от другой, которое может привести к качественному обособлению их как видов. Пока этого обособления не произошло, вид все же сохраняет свою качественную целостность, и как бы далеко ни разошлись его подвиды, они принадлежат к одному виду. Таким образом, обособление географической формы существования вида создает условия для расширения рамок вида и для дальнейшего его распадения на два (или несколько) вида. Создается накопление новых свойств, приводящее к качественному скачку в новый вид.

Остановимся в нескольких словах на том, почему мы такое большое значение придаем ареальным, географическим изменениям вида.

Высшие позвоночные, как подвижные существа, обладают, на наш взгляд, большей возможностью в отношении выбора условий существования, нежели неподвижные (сидячие) беспозвоночные, а тем более растения. При наличии известной пестроты в условиях жизни птицы или млекопитающие могут посредством незначительных перемещений избежать несоответствующих им условий и выбрать необходимые. Однако, если возникают изменения в условиях существования, охватывающие довольно обширную территорию, высшие позвоночные не имеют уже «выбора» и изменяются соответственно изменению условий существования в одном направлении на всей изменяющейся территории или вымирают [5]. Нивелирующее влияние скрещивания с неизменившимися формами в этом случае не может иметь места.

Напомню, что Энгельс придавал подобного рода географическим изменениям условий существования в деле изменения видов и видообразования весьма большое значение. Разоблачая мальтузианские установки Дарвина, Энгельс говорит о значении географических изменений условий существования следующим образом: «Но необходимо строго отграничивать от этого те условия, при которых виды изменяются — старые вымирают, а их место занимают новые, более развитые — *без* наличия такого перенаселения: например, при переселении растений и животных в новые места, где новые климатические, почвенные и прочие условия вызывают изменение», и дальше на той же странице: «То же самое при постепенном изменении географических, климатических и прочих условий в какой-нибудь данной местности (высыхание Центральной Азии, например)». (Фр. Энгельс, Диалектика природы, 1952, стр. 248.)

Мы оставили временно без рассмотрения еще один критерий, который можно назвать экологическим, поскольку он опирается на различия внутри- и межвидовых отношений. Т. Д. Лысенко (1952) указал, что одним из важнейших критериев для различия видовых форм от разновидностей является качественное отличие внутривидовых отношений от меж-

---

[4] По подсчетам Дементьева (1936), в орнитологии эти случаи составляют примерно 4% от общего числа видов птиц.

[5] Сезонные перелеты птиц не противоречат сказанному, так как они не изменяют тесной связи птицы с гнездовой территорией.

видовых отношений. В сущности уже указанный нами ранее физиологический критерий относится к области подобного рода отношений, поскольку виды нередко не скрещиваются не в силу отсутствия физической возможности к скрещиванию и не в силу отсутствия физиологической возможности произвести гибридное потомство, но часто по причине видовой отчужденности, потому что спаривание с другим видом в обычных условиях противоречит существующим между ними межвидовым отношениям. Однако в данном случае мы имеем в виду не это, а указание Т. Д. Лысенко, что внутривидовые отношения приводят к сохранению и обеспечению существования вида, тогда как межвидовые отношения, во всяком случае у близких видов, антагонистичны. Названный критерий, повидимому, особенно необходим в отношении культурных растений, так как географический критерий, по понятным причинам, к культурным растениям совершенно не приложим, наличие межвидовых помесей ограничивает возможность применения физиологического критерия, даже и морфологический критерий имеет весьма относительное значение, поскольку каждый сорт искусственно поддерживается в своих отличиях от других сортов (а тем более видов) путем постоянной селекции. В сущности настоящую основу для суждения о виде в области культурных растений дает постоянное наблюдение за ними в ряде поколений, дающее человеку возможность непосредственно судить о родстве или неродстве находящихся под его наблюдением сортов и видов. Предположение о разовом возникновении новых видов лишает основания и этот критерий, так как рожь, возникшая из пшеницы, находится в таких же «родственных» отношениях с пшеницей, как и пшеница, родившаяся от пшеницы, т. е. в отношениях отцов к детям. Однако отношения пшеницы к пшенице качественно отличны от отношений ржи к пшенице. Как говорит Лысенко, «зародившиеся в недрах старого вида единичные экземпляры другого вида, как более соответствующие данным условиям, быстро размножаются и способны вытеснять в этих условиях тот вид, из которого они зародились. Если это происходит в естественной природе, то зародившийся вид, быстро размножаясь полностью вытесняет в данном ареале породивший его вид». Это обстоятельство, как кажется на первый взгляд, должно служить хорошим и категорическим критерием для видового разграничения растений.

Ближайшее рассмотрение этого критерия все же не дает возможности пользоваться им для разграничения видов от подвидов (у Лысенко — разновидностей). Известно, что каждый сорт культурного растения выведен приспособительно к определенным условиям почвы, климата и агротехники. Поэтому если высеять на одном участке два сорта пшеницы, тот из них, который более приспособлен к почвенным условиям данного участка и соответствующей им агротехнике, будет вытеснять другой, близкий к нему сорт пшеницы, который выведен не для этих условий. Таким образом, мы, пользуясь этим критерием, должны будем разделить в качестве видов и отдельные сорта пшеницы.

Для разграничения видов культурных растений может быть рассмотрен еще один критерий — это происхождение их от различных диких видов. В отношении к домашним и сельскохозяйственным животным этот критерий, очевидно, применим, но у многих растений, как указывал еще Комаров, диких предков не было. Таким образом, и этот последний критерий оказывается неприменимым, и в сущности разграничение видов культурных растений основывается на традиции, которая, однако, не может служить гарантией объективной истины.

Я позволил себе отвлечься в сторону растительного мира, чтобы иметь материал для суждения в конце статьи об универсальности категории вида, а также потому, чтобы можно было видеть, что специфичность культурных растений не позволяет придавать подмеченным среди них закономерностям общебиологическое значение, если не проделано специального анализа.

Возвратимся теперь к нашему непосредственному объекту — к высшим позвоночным. Критерий качественного различия внутри- и межвидовых отношений в тех случаях, когда систематик затрудняется, считать ли данную форму видом или одной из форм существований вида, не оказывается применимым. Природа просто не дает случая наблюдать эти отношения между особями интересующих нас форм, поскольку географические расы имеют самостоятельные ареалы, а в месте схождения ареалов живут, как правило, промежуточные особи. Более того, отсутствие викариата, т. е. совместное длительное проживание двух близких (но различных и не связанных переходом) форм без того, чтобы одна форма вытесняла другую, служит в зоологической систематике критерием, что перед нами виды.

В связи с этим укажу на взаимоотношения двух совершенно различных видов (принадлежат к разным семействам), у которых, по всей видимости имеются примерно одни и те же требования в отношении к территории — обстоятельство очень важное в период размножения птиц. Речь идет о краснозобом коньке (Anthus cervina) и о лапландском подорожнике (Calcarius lapponicus), которые, по наблюдениям Михеева (1939) и нашим (1951), в гнездовое время являются конкурентами по отношению к месту обитания. Названные два вида образуют в тундре общую неперекрывающуюся сеть гнездовых участков, тогда как другие виды, имеющие иные требования к территории, совмещают свои участки с участками названных видов. Чернозобик (Calidris alpina) и белая куропатка (Lagopus lagopus) располагаются на гнездование вне зависимости от того, что поблизости от них гнездится лапландский подорожник или краснозобый конек, эти же последние взаимно друг друга исключают. Однако викариат (взаимоисключение) гнездовых участков этих двух видов ничем не отличается от викариата гнездовых участков отдельных пар лапландского подорожника или отдельных пар краснозобого конька. Таким образом, между краснозобым коньком и лапландским подорожником не возникает взаимоотношений, которые позволили бы разграничить их как виды. Краснозобый конек так же «мешает» или «помогает» лапландскому подорожнику, как «мешают» или «помогают» друг другу отдельные пары лапландского подорожника. В данном случае внутри- и межвидовые отношения в такой ответственный для птиц момент, как размножение, не дают никакой возможности судить о видовой общности или видовой разобщенности птиц.

Таким образом, критерий качественного различия внутривидовых и межвидовых отношений, в том виде, как он сформулирован выше, не может быть использован на нашем материале.

Еще одно замечание, перед тем как перейти к заключению. Семенов-Тян-Шанский (1910) справедливо указал, что «виды могут быть весьма между собой различны по своему геологическому возрасту, по происхождению, т. е. по степени родства с наиболее близкими к ним из ныне живущих форм, и по темпу, с которым они обособлялись и слагались, и по характеру фактов, которым они обязаны своим происхождением, и по пути, который они прошли, чтобы придти к современной форме». В этом именно отношении можно согласиться с Семеновым-Тян-Шанским, что вполне эквивалентными виды никогда быть не могут [6]. И тем не менее они в своей качественной характеристике, именно как виды, вполне эквивалентны и не образуют никакой иерархии. Точно так же эквивалентны между собой подвиды, которые также не образуют никакой иерархии (ступенек), несмотря на разную степень их разобщенности, так как все они суть определенные географические формы существования вида. Все виды имеют между собой качественную общность, как виды, и в то же время качественно разнообразны. Эта качественная общность определяется их общим местом в системе.

[6] О подобной же неравноценности вида говорит, основываясь на ботаническом материале, и акад. Комаров (1940).

В практике работы систематика указанная мной эквивалентность вида еще не находит достаточного отражения. Энтомологи понимают вид несколько по-иному, нежели орнитологи и териологи, ихтиологи судят о виде по-своему. Эти различия определяются прежде всего степенью изученности разных классов животных. Среди насекомых имеется еще ряд групп, непроведенных даже через элементарную каталогизацию, а в ихтиологии, благодаря потребностям рыбного хозяйства и наличию массового материала, большое развитие получило изучение экологических (негеографических) изменений.

Однако категория вида в пределах всего органического мира универсальна и с дальнейшим развитием знаний различия в понимании вида у орнитолога, ихтиолога и энтомолога должны сгладиться. Тем не менее критерии вида в зоологии, ботанике и микробиологии не могут быть совершенно одинаковыми[7]. Некоторая неэквивалентность вида в этом отношении вполне естественна, если мы учтем всю специфику этих трех подразделений органического мира. Однако нарушения универсальности категории вида мы здесь не видим, оно обнаруживается при переходе от «дикой» природы к домашним животным и растениям. Следует признать, что закономерности вида, выработанные на диких животных, не могут быть перенесены на животных домашних и, в сущности говоря, понятие вида у диких растений не может быть применено к культурным.

Признавая универсальность понятия вида, мы тем не менее основывали все свои рассуждения на опыте работы систематика-орнитолога и в меньшей степени териолога. Полезнее для дела выявить основные линии развития своей отрасли знания, нежели без необходимого для того фактического материала пытаться охватить весь объем содержания вида. В своей области мы также не пытались ответить на все могущие возникнуть вопросы, но сознательно ограничились теми моментами, которые, на наш взгляд, в настоящее время представляются наиболее существенными. Географическая изменчивость — это основной путь видообразования (по крайней мере у теплокровных животных); однако существенное значение должна иметь и негеографическая изменчивость, выражающаяся в так называемых морфах, или экологических расах. Различие и в географических и экологических расах (подвидах и так называемых морфах), как наследственных и ненаследственных, не может быть принято. Поэтому мы вполне согласны с Никольским (1950), который указал, что так называемая экологическая изменчивость по своему характеру не отличается от географической изменчивости. И то и другое прежде всего — приспособление к среде, обеспечивающее виду освоение разных стаций и разных мест обитания.

Оставляю также в стороне вопрос о гибридном видообразовании, которое среди птиц и млекопитающих, повидимому, имеет место, но в очень ограниченных размерах.

Перейдем теперь к общим заключениям.

Вид есть, как это уже давно высказано в науке, объективная реальность. Соответственно этому должны быть и действительно существуют объективные критерии вида, позволяющие проводить различие между видовыми и подчиненными им формами. Правильное разграничение видовых и подвидовых форм возможно только при совместном пользовании всеми возможными критериями. Для практического применения критерия качественного различия внутри- и межвидовых отношений необходимо более углубленное изучение этих отношений; повидимому, однако, применение этого критерия в зоологии, как нами указано на стр. 16—17, ограничено. Подвид следует рассматривать прежде всего как часть вида, как

[7] Отсутствие общего языка в интересующем нас вопросе между зоологами и ботаниками определяется, как это хорошо показал Берг (1950), в первую очередь не спецификой материала, а недостаточной разработанностью вопроса у последних.

географическую форму его существования, однако новые виды образуются, как правило, через возникновение подвидов. Случаи, когда систематики не в состоянии разрешить вопрос о границах какого-либо вида по причине противоречивых результатов, которые дают применяемые ими критерии, есть объективное отражение того обстоятельства, что отдельные формы существования относятся друг к другу в одних отношениях как виды, в других — как подвиды. Географические изменения вида не оторваны от изменений, определяющих возникновение нового вида, они подготавливают это возникновение и связаны с ним, как связано количество и качество в процессе развития и возникновения нового.

Понятие вида универсально для всего живого. Существующие в настоящее время значительные различия в понимании вида представителями разных наук основаны главным образом на разной степени систематической изученности групп животных. Однако вполне вероятны известные различия в критериях вида для животных, растений и микроорганизмов, соответственно с большой спецификой этих трех подразделений органического мира.

### Литература

Берг Л. С., 1950. О ботанической номенклатуре и о понятии вида у ботаников, Природа, № 12.
Гептнер В. Г., 1936. Общая зоогеография.
Гладков Н. А., 1951. Птицы Тиманской тундры, Сб. трудов Зоол. музея МГУ, т. VII.
Дементьев Г. П., 1936. К вопросу о границах основных систематических категорий, Зоол. журн., XV, 1.
Комаров В. Л., 1940. Учение о виде у растений, Изд-во АН СССР.
Лысенко Т. Д., 1952. Новое в науке о биологическом виде, Агробиология.
Майр Э., 1947. Систематика и происхождение видов.
Михеев, 1939. К биологии лапландского подорожника, Зоол. журн., XVII, 5.
Никольский Г. В., 1950. Частная ихтиология (введение).
Семенов-Тян-Шанский А. В., 1910. Таксономические границы видов и его подразделений, Зап. Имп. Акад. Наук, VIII серия, т. XXV, № 1. СПб.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# О НЕКОТОРЫХ ВОПРОСАХ ПРОБЛЕМЫ ВИДА[1]

Г. В. НИКОЛЬСКИЙ

Лаборатория ихтиологии Московского государственного университета

Велика сила установившихся неверных взглядов; но история науки показывает, что, к счастью, эта сила недолговечна.

*Ч. Дарвин*

За последнее время в нашей ботанической литературе появилось несколько статей, авторы которых пытаются, на наш взгляд ошибочно, показать, что представление о виде и видообразовании, развивавшееся Дарвином, соответствует диалектико-материалистической теории исторического развития органического мира и что мичуринское учение отличается от дарвинизма только тем, что оно признает возможность создания новых форм, а Дарвин считал, что человек может только отбирать появляющиеся независимо от его воли особенности (Иванов, 1952).

Мне представляется эта точка зрения глубоко ошибочной, тормозящей дальнейшее развитие нашей науки. Как показано классиками марксизма, ряд основных положений теории Дарвина принципиально отличен от диалектико-материалистического понимания хода исторического развития. Мичуринское учение и дарвинизм принципиально различно трактуют такие основные вопросы, как ход исторического развития, проблема вида, характер внутривидовых отношений и их роль в историческом развитии, роль отбора. В основе исторического развития в понимании Дарвина лежат случайные индивидуальные изменения, возникающие обычно независимо от воздействия среды. Мичуринское учение признает, что ведущее значение в историческом развитии имеют групповые изменения, возникающие в результате взаимодействия организмов и измененных условий среды. В связи с этим и роль отбора в трактовке Дарвина и мичуринского учения оказывается различной.

В настоящей статье я, естественно, лишен возможности разобрать все вопросы, различно трактуемые Дарвином и мичуринским учением. Я остановлюсь на следующих вопросах: о ходе исторического развития, проблеме вида, проблеме изменчивости и внутривидовых отношениях.

## О ходе исторического развития органического мира

Согласно теории Дарвина, «так как естественный отбор действует исключительно посредством накопления незначительных последовательных благоприятных изменений, то он не может производить значительных и внезапных превращений, он продвигается только короткими и медленными шагами. Отсюда правило «Natura non faciet saltum», все более и более подтверждающееся по мере расширения наших знаний, становится понятным на основании этой теории» (1952, стр. 436).

---

[1] Печатается в дискуссионном порядке.

По Дарвину, развитие идет постепенно, качественные различия могут возникать только в результате вымирания огромного числа промежуточных форм. Напомним, что вымирание промежуточных форм не дает нам еще права говорить о скачкообразности развития. Дарвин утверждает, что изменение одних форм происходит обычно вне связи, независимо от формообразования других.

Дарвин утверждает: «Процесс изменения должен был идти медленно и распространяться одновременно лишь на немногие виды, потому что изменяемость каждого вида не зависит от изменяемости всех прочих» (там же, стр. 335). Таким образом, Дарвин отрицал взаимосвязь изменений условий биотической среды, кроме внутривидовой борьбы, и процесса видообразования. Не менее ясно Дарвин высказывается и против ведущей роли абиотических условий в видообразовании. Он говорит: «И действительно совершенно бесполезно обращаться к изменениям течений, климата или других условий, ища в них причины этих великих изменений в формах жизни, изменений, совершающихся повсюду на земле в самых разнообразных климатах» (стр. 341—342). Таким образом, Дарвин совершенно четко видел основу исторического развития не в изменениях отношений организмов с их биотической и абиотической средой, а в ожесточенной борьбе за жизнь между особями одного и того же вида, приводящей к постепенному отбору и выживанию наиболее приспособленных. Отрицая прерывистость исторического развития органического мира, Дарвин пишет: «Мы видели в предыдущей главе, что целые группы видов иногда кажутся появившимися внезапно, и я пытался дать объяснение этому факту, который, если бы он был верен, имел бы роковое значение для моей теории» (стр. 336). Я вынужден приводить много высказываний Дарвина потому, что, к сожалению, в нашей литературе довольно часто сейчас Дарвину приписывается, с целью приспособить дарвинизм к мичуринскому учению, то, что не вытекает из высказываний Дарвина.

Мне представляется, что диалектико-материалистическая теория развития органического мира отвечает на эти же вопросы следующим образом. Историческое развитие органического мира идет скачкообразно, медленные количественные изменения сменяются быстрыми качественными изменениями — бурным формообразованием и вымиранием старых видов.

Товарищ Сталин говорил: «С другой стороны, дарвинизм отвергает не только катаклизмы Кювье, но также и диалектически понятое развитие, включающее революцию, тогда как с точки зрения диалектического метода эволюция и революция, количественное и качественное изменения — это две необходимые формы одного и того же движения»[2]. Видообразование — это разрешение противоречий между организмами и средой и создание качественно иных отношений организмов и среды. Изменение окружающей обстановки — горообразование, появление ледников, изменение режима водоемов — часто связано с изменением организмов. Поскольку изменение организмов происходит в единстве со средой, то естественно, что изменение одних организмов происходит синхронно с изменением связанных с ними других организмов.

Таким образом, в отличие от дарвинизма, мичуринское учение рассматривает ход исторического развития как процесс, идущий скачкообразно, и носящий обычно групповой характер. Несколько фактов. Как было показано Г. У. Линдбергом (1948) для морских рыб и мной (1944) для рыб континентальных водоемов, периоды формообразования у морских и пресноводных рыб сменяются в течение геологической истории земли периодами относительной стабильности фаун, причем эта относительная стабильность фауны может продолжаться более или менее длительное время, пока противоречия организмов с средой не приведут к перестройке системы отношений организмов и среды. Наоборот, как это отчетливо

---

[2] И. Сталин, Анархизм или социализм? Соч., т. 1, стр. 309.

показал Г. У. Линдберг (1948), периоды формообразования морской фауны обычно падают на периоды морских трансгрессий и регрессий, а периоды формообразования фаун континентальных водоемов на периоды дислокаций, связанные с перестройкой системы стока. Для млекопитающих В. И. Громовым (1948) за четвертичное время на территории СССР установлена смена четырех фаунистических комплексов, причем эта смена происходила за относительно короткий промежуток времени в связи со сменой условий жизни, а затем наступал более или менее длительный период господства той или иной фауны.

И во времена Дарвина ссылка при объяснении отсутствия промежуточных форм на неполноту геологической летописи была весьма мало убедительна. Маркс в своем письме Энгельсу по поводу работы Тремо писал, что «это очень *значительный прогресс* по сравнению с Дарвином». И далее «Прогресс,— у Дарвина чисто случайный,— здесь вытекает с необходимостью, на основе периодов развития земного шара: dégénérescence (вырождение), которого Дарвин не может объяснить, здесь объясняется просто; так же просто объясняется быстрое исчезновение чисто переходных форм сравнительно с медленным развитием типа espèce (вид), так что пробелы палеонтологии, которые Дарвину мешают, здесь необходимы. Такою же необходимостью является постоянство (не говоря об индивидуальных и т. п. отклонениях) однажды сложившегося espèce»[3]. В настоящее же время ссылаться на неполноту геологической летописи вообще нельзя. Формообразование идет очень быстро. Мы не можем, однако, согласиться с Т. Д. Лысенко (1951) и некоторыми другими учеными, что приводимые ими факты нахождения зерен одного ныне существующего вида злака в колосе другого есть повторное видообразование. Не будучи ботаником, я не могу дать объяснение этим фактам, но несомненно, признание этих фактов за видообразование заставило бы нас признать возможность полифилии и обратимости исторического развития, что несовместимо с диалектико-материалистическим пониманием развития. Мне представляется, что Т. Д. Лысенко, правильно сформулировав в своем докладе на сессии ВАСХНИЛ мичуринское представление о виде как специфическом качестве, убедительных примеров видообразования пока не опубликовал.

Имеющиеся в распоряжении ихтиологов данные показывают, что процесс формообразования у рыб идет очень быстрым темпом. Так, например, севанская форель гегаркуни, как показали Ф. А. Турдаков и его сотрудники, будучи пересажена в озеро Иссык-Куль, изменила в течение менее чем двух десятков поколений как свое строение, так и образ жизни. Турдаков и Лужин (1951) предлагают эту форель выделить в особый подвид. Б. П. Лужин (1951) пишет: «В новых условиях гегаркуни сильно изменилась — настолько, что если бы мы не знали ее происхождения от севанской, можно было бы принять ее за особый вид». Рипус — Coregonus albula, по данным УралВНИОРХ, будучи пересажен в ряд озер Урала, в некоторых образовал форму, сильно отличающуюся рядом признаков от типичного рипуса. Вселенный в некоторые европейские озера сиг Coregonus lavaretus (L.) в течение небольшого числа поколений изменил число жаберных тычинок. У черноморской кефали Migul auratus Risso и M. saliens Risso, пересаженной в Каспий, изменилась биохимия мяса и такой характерный признак, как соотношение линейного роста и жиронакопления. В то время как в Черном море, у себя на родине, кефаль жирная, относительно медленно растущая рыба, на Каспии она обладает значительно более быстрым ростом, но мясо ее содержит значительно меньше жира. К сожалению, морфологические изменения каспийских кефалей по сравнению с исходными черноморскими пока остались не изученными. Этот пробел в наших сведениях крайне

[3] К. Маркс и Ф. Энгельс, Соч., т. XXIII, стр. 373—374.

желательно восполнить, проведя детальное сравнение строения черноморских и каспийских кефалей.

Естественно, что если процесс формообразования продолжается всего несколько поколений, а период относительной стабильности вида часто охватывает миллионы поколений, то рассчитывать обнаружить переходные формы в ископаемом состоянии весьма трудно. Однако у тех форм, которые имеют панцыри и особенно образуют колонии, это все же удается. Так, Добролюбова (1952) показала, что в колониях кораллитов каменноугольных отложений Подмосковной котловины, живших в прибрежных участках в период изменения уровня моря, в переходных слоях образовались, наряду с кораллитами со старой структурой, кораллиты с новой, измененной структурой. Эти новые кораллиты сравнительно быстро сменяют старые, и в покрывающих отложениях уже встречаются только представители новой формы. Нам представляется, что как в свете диалектико-материалистической теории, так и исходя из имеющихся фактов представление Дарвина о постепенном ходе исторического развития не может быть принято. Ленин был глубоко прав, говоря: «Однако эта идея (исторического развития, эволюции.— *Г. Н.*) в той формулировке, которую дали Маркс и Энгельс, опираясь на Гегеля, гораздо более всесторонняя, гораздо богаче содержанием, чем ходячая идея эволюции» [4].

## О проблеме вида

Теория постепенности хода исторического развития органического мира, отрицание скачков в историческом развитии неминуемо приводили Дарвина к отрицанию вида как особого качества. Дарвин писал: «Термин «вид» я считаю совершенно произвольным, придуманным ради удобства, для обозначения группы особей, близко между собою сходных, и существенно не отличающимся от термина «разновидность» (1952, стр. 121). Следуя своей теории, Дарвин должен был принимать непрерывную изменчивость видов. Он считал, что под влиянием отбора их признаки непрерывно изменяются. По этому поводу Дарвин пишет: «Выражаясь метафорически, можно сказать, что естественный отбор ежедневно, ежечасно расследует по всему свету мельчайшие изменения, отбрасывая дурные, сохраняя и слагая хорошие, работая неслышно, невидимо, где бы и когда бы только ни представился к тому случай, над усовершенствованием каждого органического существа по отношению к его условиям жизни, как органическим, так и неорганическим (там же, стр. 141).

Будучи прекрасным наблюдателем, Дарвин в то же время сталкивался постоянно в природе с реальными видами, реальность которых его заставляла отрицать его же теория. Поэтому в своем понимании вида Дарвин двойствен. С одной стороны, будучи логичным, исходя из своей теории развития, он отрицает специфику вида как особого качества и, с другой стороны, он постоянно оперирует реальными видами и даже свою основную работу назвал «Происхождение видов». Утверждая непрерывную изменяемость видов, Дарвин в то же время признавал возможность относительной стабильности вида во времени.

Эта путаница в вопросе реальности таксономических категорий характерна, и не только для Дарвина; к сожалению, многие наши современные отечественные ботаники (например, Н. В. Турбин, 1952) путаются между видом и разновидностью, рассматривают разновидности не как формы существования вида, как видовые приспособления, а лишь как зачинающиеся виды.

Мичуринское учение исходит из представления, что вид это объективная реальность, а не условно, по произволу ученых, выделяемое понятие. В докладе на сессии ВАСХНИЛ Т. Д. Лысенко правильно говорит: «Виды — не абстракция, а реально существующие узлы (звенья) в общей

[4] В. И. Ленин. Соч., т. 21, стр. 38.

биологической цепи. Живая природа — это биологическая цепь, как бы разорванная на отдельные звенья — виды. Поэтому неправильно говорить, что виды ни на какой период не сохраняют постоянства своей качественно-видовой определенности. Говорить так — это значит признавать развитие живой природы как плоскую эволюцию без скачков». И далее: «...Превращение одного вида в другой происходит скачкообразно» [5].

Энгельс говорит: «Но без понятия вида вся наука превращалась в ничто. Все ее отрасли нуждались в понятии вида в качестве основы: чем были бы без понятия вида анатомия человека и сравнительная анатомия, эмбриология, зоология, палеонтология, ботаника и т. д.? Все результаты этих наук были не только поставлены под сомнение, но и прямо-таки упразднены» [6].

Возникнув в течение относительно короткого промежутка времени, вид на какой-то более или менее длительный период времени сохраняет свою относительную морфо-биологическую стабильность — свою «качественно видовую специфику». Об этом относительном постоянстве видов ясно говорит Маркс в приведенной выше цитате из письма к Энгельсу.

Если теория Дарвина с железной необходимостью требует непрерывного изменения видовых свойств, то мичуринское учение исходит из представления о виде как относительной морфо-биологической стабильности. Внутривидовая групповая изменчивость — это видовые приспособления, обеспечивающие существование вида на более широком ареале (так называемая географическая изменчивость) или в разных местообитаниях ареала (так называемая экологическая изменчивость).

То, что виды обладают морфологической спецификой, то, что между близкими видами всегда имеется морфологический hyatus, — это у кого-либо из зоологов сейчас вряд ли вызывает сомнение. По рыбам я не смогу, пожалуй, сейчас привести ни одного примера видов, которые не отличались бы известной нам качественной морфологической, а следовательно, и биологической, спецификой.

Основное, что требует сейчас доказательства, это сохранение видом своей специфики в течение того или иного отрезка времени, иногда весьма длительного. В этом отношении, в частности, прекрасный материал дают четвертичные рыбы. Так, как показал В. Д. Лебедев (диссертация), особи леща, красноперки, плотвы, щуки, окуня и всех других видов, найденных в очень хорошей сохранности в Лихвинских межледниковых озерных отложениях, отделенных от нас примерно полумиллионом лет, являются совершенно такими же лещом, красноперкой, плотвой, щукой, окунем и другими, как и современные особи этих видов. Их пластические и меристические признаки совершенно совпадают с таковыми современных особей. То же относится и к рыбам из более поздних отложений. Эти материалы, а такие материалы не единичны, опровергают как положение Дарвина о постепенном изменении видов, так и его положение об асинхронности этих изменений у разных, живущих вместе, видов. Мы знаем и на примере ряда других групп, например моллюсков, что многие верхнетретичные фауны сохранились без изменений до наших дней. Относительная стабильность вида определяется его единством со средой, всякий вид приспособлен к своей среде, и пока сохраняется эта специфическая для вида система взаимоотношений со средой, сохраняется и вид. По Дарвину же, наличие более и менее приспособленных предусматривает наличие какого-то половинчатого, неполного единства организмов и среды, наличия большей или меньшей недоприспособленности к среде.

Если мы признаем диалектическое единство организмов и среды, то мы неминуемо должны отказаться от признания у видов двух групп признаков: приспособительных и не имеющих биологического значения. Если только мы, следуя Дарвину, Геккелю, Северцову, Шмальгаузену и др.,

[5] Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ, 1948, стр. 39.
[6] Ф. Энгельс, Диалектика природы, 1950, стр. 174.

признаем наличие палингенезов, рудиментов и других свойств организма, не связанных со средой, то тем самым, будучи логичными, мы должны признать, что часть организма находится в единстве со средой, а другая безразлична к среде, т. е. придти к явной метафизике и вейсманизму.

Из признания единства организмов и среды логически вытекает рассмотрение разновидностей обычно не как начала становления нового вида, а как форм существования данного вида. Например, вобла отличается от плотвы в частности тем, что у нее, в связи с питанием бентосом, нижний рот, а у плотвы он конечный, приспособленный главным образом к питанию обрастаниями и нектобентосом. В Каспии вобла, видимо, существует с момента становления Каспия как солоноватоводного водоема и никуда дальше от плотвы не уклоняется. Подобные же формы плотвы существуют в Азовском море, Арале и в Штеттинской бухте; возникновение этих форм связано с приспособлением к несколько иному характеру питания, чем у типичной плотвы.

У южного подвида пескаря Gobio gobio lepidolaemus Kessl., населяющего мутные реки, выработалось горло, покрытое чешуей, которая защищает его от трения влекомыми по дну наносами. Остальные отношения со средой у этой формы пескаря остались такими, как у типичного пескаря. У иссыккульского же пескаря Gobio gobio latus Anik., живущего в озере Иссык-Куль, горло не покрыто чешуей, но, в связи с озерным образом жизни, вырабатывается большая высокотелость, являющаяся приспособлением к жизни в озерных условиях — в стоячей воде и обеспечивающая лучшую защиту от хищников. Остальная система связей остается близкой к таковой у обыкновенного пескаря. Чем значительнее различия в характере взаимоотношений со средой, тем сильнее, естественно, и морфофизиологические и биологические различия между видами и между разностями внутри вида.

## О характере изменчивости организмов

Дарвин считает, что для исторического развития решающее значение имеют случайные, направленные в разные стороны, индивидуальные изменения. Он говорит: «Не следует забывать, что под словом «изменения» разумеются исключительно индивидуальные различия» (1952, стр. 140). Роли групповой изменчивости в историческом развитии Дарвин придавал небольшое значение. По этому поводу он писал: «Не следует, однако, упускать из виду, что некоторые довольно сильно выраженные изменения, которые никто не счел бы за простые индивидуальные различия, часто повторяются вследствие того, что сходная организация претерпевает и сходные воздействия среды» (там же, стр. 146).

Мичуринское учение исходит из признания ведущей роли в историческом развитии органического мира групповой изменчивости, соответствующей характеру действия фактора среды.

Поясню примером. Изменение плотности окружающей воды на ранних этапах онтогенеза приводит к увеличению числа сегментов тела, в том числе и позвонков в хвостовой области у многих видов рыб. Это свойство является приспособлением к движению в воде большей плотности. Подобное изменение числа позвонков в связи с соленостью и температурой воды отмечено для сельдей, бельдюги, кумжи, воблы и др. Экспериментально это изменение получено, как мне любезно сообщил В. С. Кирпичников, им для сазана. Каков механизм возникновения этой групповой изменчивости, мы в деталях не знаем. Несомненно одно: эти изменения вызываются внешними условиями через соответствующую перестройку обмена веществ.

## О характере взаимоотношений особей внутри вида

Дарвинизм считает, что «конкуренция», «борьба» между особями внутри вида направлена на выживание наиболее приспособленных, что приводит к вымиранию старого вида или к его превращению в другой вид.

По этому поводу Дарвин в частности говорит, что его теория борьбы за существование — «это учение Мальтуса, распространенное на оба царства — животных и растений. Так как рождается гораздо более особей каждого вида, чем сколько их может выжить, и так как на основании этого постоянно возникает борьба за существование, то из этого вытекает, что всякое существо, которое хотя бы и незначительно изменится в направлении для него выгодном по отношению к сложным и нередко меняющимся условиям его существования, будет иметь более шансов на сохранение и таким образом подвергнется естественному отбору» (1952, стр. 87). И далее, в заключении своей книги, Дарвин пишет: «Таким образом, из этой свирепствующей среди природы войны, из голода и смерти непосредственно вытекает самый высокий результат, который ум в состоянии себе представить — образование высших форм животной жизни» (там же, стр. 450).

Мичуринское учение исходит из представления, что противоречивые отношения между особями вида есть видовое приспособление, направленное на сохранение вида [7]. Эти отношения обеспечивают не «голод и смерть» и выживание наиболее приспособленных, а процветание вида в тех условиях, к которым вид приспособлен. Если бы в природе действительно имело место выживание наиболее приспособленных и вымирание менее приспособленных на почве голода, то эти «наиболее приспособленные», очевидно, в результате ожесточенной внутривидовой борьбы были бы сами столь истощены, что несомненно давали бы захудалое потомство и обеспечили бы не создание нового вида, а вымирание всей популяции. Как известно, у рыб, да и у других животных, вырабатываются приспособления к регуляции численности стада в связи с обеспеченностью пищей. Через изменения роста, времени полового созревания, плодовитости у рыб и других животных может меняться величина пополнения стада, а следовательно, и соотношение количества особей и обеспеченность их пищей. Эти приспособления, как правило, снимают самую возможность приводящего к выживанию наиболее приспособленных длительного перенаселения.

И на ботаническом материале Т. Д. Лысенко под термином «самоизреживание» описывает сходное явление. Конечно, это явление самоизреживания у растений нельзя трактовать как какое-то только внутреннее свойство части особей популяции умирать в определенном возрасте. Это свойство несомненно закрепляется отбором, оно реализуется в разной степени в результате взаимодействия со средой, но это свойство снимает самую возможность выживания после «ожесточенной внутривидовой борьбы» истощенных, «наиболее приспособленных» особей. Если бы у растений и животных не было этого свойства саморегуляции, то это привело бы не к видообразованию, а к вымиранию популяций. Я позволю себе не приводить здесь примеров приспособлений к регуляции численности у рыб. Многочисленные примеры и разбор механизма действия этих приспособлений дан мной в ряде статей (1949, 1950, 1953, 1953а).

Таким образом, внутривидовые противоречивые отношения не есть свойство вида, обеспечивающее его переход в другой вид путем выживания наиболее приспособленных, а есть одно из приспособлений вида, обеспечивающих его существование как относительной морфобиологической стабильности в тех условиях, к которым вид приспособлен, и обеспечивающих его процветание.

Статьи Н. В. Турбина и Н. Д. Иванова (1952), как мне представляется, содержат ряд принципиально ошибочных установок. Отрицая метафизичность теории Дарвина (Турбин, 1952, стр. 800), пытаясь восстановить представление о перенаселенности и внутривидовой борьбе и ее ведущей роли в историческом развитии (Иванов, 1952, стр. 836), сводя

[7] Некоторые авторы утверждают, что никаких противоречий между особями вида нет; при этом забывается указание В. И. Ленина, что противоречия есть во всех явлениях и процессах природы (В. И. Ленин, Философские тетради, стр. 327).

специфику мичуринского учения по сравнению с дарвинизмом только к тому, что мичуринская биология иначе трактует процесс формообразования в случае вмешательства человека (Иванов, 1952, стр. 839), Турбин и Иванов своими статьями стремятся повернуть нашу биологию вспять, сбить нас с правильного мичуринского пути. Однако в то же время эти статьи заставили биологов еще раз пересмотреть свои теоретические позиции. Эти статьи показали, что в науке нельзя успешно работать, ориентируясь только на установки общепризнанных авторитетов.

Отдавая должное Дарвину, как одному из величайших биологов всех времен и народов, эволюционная теория которого сыграла огромную роль в развитии биологии, мы должны совершенно четко сказать, что в настоящее время теория Дарвина как цельная концепция не является ведущей прогрессивной теорией исторического развития органического мира и выдавать ее за таковую — это значит тормозить развитие нашей науки. Энгельс был прав, когда в письме к Лаврову писал: «В учении Дарвина я согласен с *теорией развития*, дарвиновский же способ доказательства (борьба за существование, естественный отбор) считаю всего лишь первым, временным несовершенным выражением только что открытого факта»[8].

Хочется напомнить, что основы материалистической теории развития органического мира были еще до Дарвина сформулированы нашими соотечественниками: Афанасием Каверзневым, К. Ф. Рулье и другими[9].

Дарвинизм, сослуживший славную службу предыдущим поколениям ученых в их борьбе за материалистическую биологию, сегодня, как цельная концепция, не может быть нашим оружием в борьбе за прогрессивное развитие науки. Оружием сегодняшнего дня является основывающееся на диалектико-материалистической теории развития органического мира мичуринское учение. Умело используя это оружие, проверяя его в борьбе, совершенствуя его, мы обеспечим дальнейшее прогрессивное развитие биологии.

### Литература


Берг Л. С., 1950. О ботанической номенклатуре и о понятии вида у ботаников, Природа, № 9.

Васнецов В. В., 1938. Экологические корреляции, Зоол. журн., № 4.— 1947. Рост рыб как адаптация, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, № 1.

Громов Б. И., 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР, Тр. Ин-та геол. наук, вып. 64.

Дарвин Ч., 1952. Происхождение видов, Сельхозгиз.

Добролюбова Т. А., 1952. Формообразование у нижнекаменноугольных кораллов Lithostrotion и Lonsdaleia в свете мичуринского учения, Изв. АН СССР, сер. биол., № 6.

Иванов Н. Д., 1952. О новом учении Т. Д. Лысенко о виде, Бот. журн., № 6.

Линдберг Г. У., 1948. О влиянии фаз трансгрессии и регрессий на эволюцию рыб и рыбообразных, ДАН СССР, т. LXIII, № 1.

Лужин Б. П., 1951. Результаты акклиматизации форели гегаркуни в оз. Иссык-Куль, Тр. Биол. ин-та Кирг. фил. АН СССР.

Лысенко Т. Д., 1951. Новое в науке о биологическом виде, Философские вопросы современной биологии.

Никольский Г. В., 1944. Основные закономерности формирования и развития речной ихтиофауны, Усп. совр. биологии, вып. 3.— 1949. О закономерностях внутривидовых пищевых отношений у пресноводных рыб, Бюлл. МОИП, вып. 1.— 1950. О биологическом обосновании коэффициента вылова и путях управления численностью стада рыб, Зоол. журн., 1.— 1953. О закономерностях динамики численности рыб, Вестн. МГУ, вып. 2.— 1953. О теоретических основах работ по динамике численности рыб, Тр. Всес. конфер. по вопросам рыбного хозяйства.

Павловский Е. Н., 1952. Вступительные лекции по общей биологии.

Пробатов С. Н. и Терещенко З. П., 1951. Кефаль Каспийского моря и ее промысел.

Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ, 1948.

Турбин Н. В., 1952. Дарвинизм и новое учение о виде, Бот. журн., № 6.

Турдаков Ф. и Лужин Б., 1951. Новые данные об акклиматизации севанской форели в оз. Иссык-Куль, Зоол. журн., т. XXX, вып. 6.


[8] К. Маркс и Ф. Энгельс, Избр. письма, 1947, стр. 305.

[9] Научное наследство, т. II, 1951.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ НЕМАТОД ИЗ РОДА ASCAROPHIS VAN BENEDEN (NEMATODES-SPIRURATA)

А. В. УСПЕНСКАЯ

Мурманская биологическая станция Академии наук СССР

Взрослые нематоды из рода Ascarophis паразитируют в пищеварительном тракте рыб.

На Восточном Мурмане в кишечнике трески и пикши встречаются два вида Ascarophis, описанные Ю. И. Полянским (1952). Первый из них определен как Ascarophis morrhuae Van Beneden, 1871, второй — как новый вид Ascarophis filiformis Poljansky, 1952.

Изучение паразитофауны ракообразных Баренцова моря показало, что в креветках и в раках-отшельниках обитают личинки обоих названных видов нематод. Таким образом удалось установить их жизненный цикл.

Личинки A. filiformis обладают всеми морфологическими особенностями, характеризующими этот вид. От взрослых особей они отличаются лишь несколько меньшими размерами и неразвитостью половых органов (рис. 1). Так же как и взрослый A. filiformis, личинка представляет собой длинного нитевидного червя. Длина ее тела в 67—112 раз превосходит ширину и колеблется от 14,24 до 7,05 мм. Ширина в средней части тела равна 0,10—0,12 мм. Терминально расположенный рот имеет две палочковидные рудиментарные губы и ведет в трубкообразную глотку 0,13—0,14 мм длины. Глотка переходит в пищевод, передний конец которого окружает ясно различимое нервное кольцо. Пищевод разделен на два отдела: передний, более короткий, мускулистый (0,34—0,37 мм) и значительно более длинный, железистый (1,02—2,36 мм) задний.

Кутикула у личинок, так же как и у взрослых A. filiformis совершенно гладкая. Половые железы, спикулы, вульва еще не развиты. Различить пол на этой стадии невозможно.

Отличительным признаком личинки A. morrhuae (рис. 2), так же как и ее взрослой формы, служит ясно выраженная кольчатость кутикулы. Она начинается чуть позади нервного кольца и постепенно сглаживается к заднему концу тела. Каждое кольцо образует заостренный вырост, направленный назад. Расстояние между кольцами кутикулы в средней части тела 0,004—0,005 мм. Размеры личинки A. morrhuae значительно меньше, чем у A. filiformis. Общая длина личинки 3,25—2,09 мм при ширине 0,04—0,06 мм в средней части тела. Как и у предшествующего вида, у A. morrhuae имеются две палочковидные маленькие губы, трубковидная глотка длиною 0,075—0,1 мм, пищевод, состоящий из двух отделов,— короткого мускулистого (0,17—0,27 мм) и длинного железистого (0,57—0,86 мм). Нервное кольцо отчетливо видно и располагается недалеко от переднего конца пищевода.

Половой диморфизм еще отсутствует.

Полное морфологическое сходство обеих личинок со взрослыми нематодами дает возможность отнести их к названным выше видам нематод.

Цикл развития последних проходит по следующей схеме: яйца развиваются еще в теле материнской особи; к моменту откладки яйцевые оболочки заключают в себе сформированную личинку; вместе с фекалиями зараженной рыбы яйца выводятся в воду и попадают в промежуточного хозяина — креветку или рака-отшельника; личинка располагается или в полости тела над печенью или в мускулатуре креветки, а у раков-отшельников обычно под кожным покровом брюшка; зараженные ракообразные

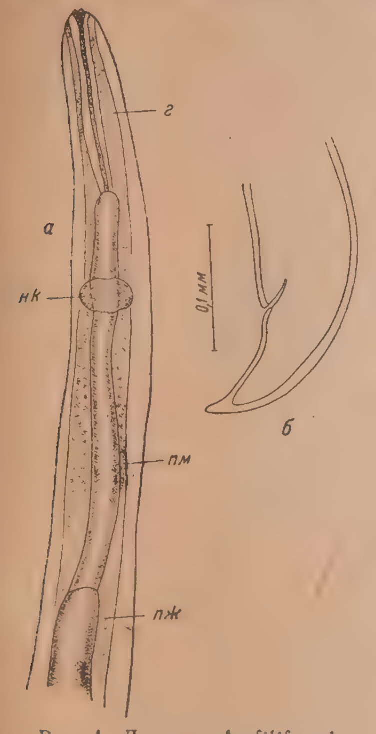



Рис. 1. Личинка A. filiformis

*а* — передний конец, *б* — задний конец, *г* — глотка, *нк* — нервное кольцо, *пм* — мускулистый отдел пищевода, *пж* — железистый отдел пищевода

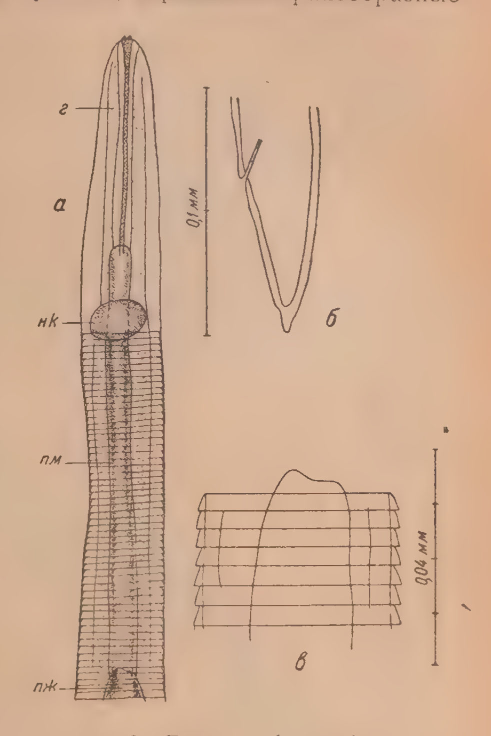



Рис. 2. Личинка A. morrhuae

*а* — передний конец, *б* — задний конец, *в* — кольчатость кутикулы в средней части тела, *г* — глотка, *нк* — нервное кольцо, *пм* — мускулистый отдел пищевода, *пж* — железистый отдел пищевода

поедаются треской или пикшей; попав в их пищеварительный канал личинки достигают там половой зрелости (рис. 3 и 4).

Обратимся к некоторым особенностям в распределении личинок обоих видов нематод на основании данных, полученных в южной части Баренцова моря.

Личинки A. filiformis паразитируют главным образом в Hetairus polaris (Sabine), заражая до 17% всех особей, при интенсивности заражения до 4 экз. Другие креветки заражаются редко: Eualus gaimardi (Miln-Edwards) — в 0,9%, а Spirontocaris spinus (Sowerby) — всего в 0,4% случаев.

Личинка A. morrhuae была найдена преимущественно в раках-отшельниках Pagurus pubescens Kröyer, заражение которых колеблется от 5,5 до 55,5%, при максимальной интенсивности в 11 экз. В креветках эта личинка встречается гораздо реже: Spirontocaris spinus она заражает 1,9% особей, причем количество паразитов в одной особи хозяина не превышает 1, у Hetairus polaris — 0,3%, при интенсивности, равной 1, а у Pandalus borealis была найдена всего один раз в количестве 4 экз. (см. таблицу).

Приведенные данные говорят о том, что основным промежуточным хозяином для A. filiformis служит Hetairus polaris, а для A. morrhuae —

**Зараженность ракообразных личинками Ascarophis morrhuae и Ascarophis filiformis в зависимости от их местообитания**

| Название хозяина | Ракообразные из открытого моря и глубоких проливов | | | | | Ракообразные из гу | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Число вскрытий | Зараженность | | | | число вскрытий | зараженность |
| | | A. filiformis | | A. morrhuae | | | |
| | | общий % заражения | интенсивность заражения | общий % заражения | интенсивность заражения | | |
| Pagurus pubescens | 247 | — | — | 6,0 | 3,7 | 806 | — |
| Hetairus polaris | 1040 | 5,8 | 1,4 | 0,3 | 1,0 | 76 | — |
| Eualus gaimardi | 469 | 0,9 | 1,25 | — | — | 407 | — |
| Spirontocaris spinus | 258 | — | — | 1,9 | 1,0 | — | — |
| Pandalus borealis | 477 | — | — | 0,2 | 4,0 | — | — |

Pagurus pubescens. Такой выбор промежуточных хозяев биологически обоснован. По литературным данным (Зацепин, 1939; Петрова-Гринкевич, 1944), в пищевом рационе пикши Pagurus имеет большее значение, чем

Рис. 3. Схема цикла развития A. filiformis

креветки, а из креветок указываются лишь Pandalus borealis, Pandalus annulicornis Leach, Sabines septemcarinata (Sabine).

В питании трески (Зацепин и Петрова, 1939; Петрова-Гринкевич, 1944), креветки играют бо́льшую роль, чем в питании пикши, и среди поедаемых

ею креветок отмечаются такие виды, как Eualus gaimardi, Hetairus polaris, Sabinea sarsi Smith и Sabinea septemcarinata, Sclerocrangon boreas (Phipps) и Sclerocrangon ferox (Sars).

В связи с особенностями питания указанных рыб очевидно, что более легкое заражение пикши достигается теми нематодами, для которых основным промежуточным хозяином служит Pagurus pubescens. Наоборот, заражение трески легче осуществляется нематодами, основным промежуточным хозяином которых являются креветки, и в частности Hetairus polaris. Данные по распространению A. morrhuae и A. filiformis у рыб полностью подтверждают такой вывод. Первый из указанных видов чаще встречается в пикше, второй — в треске (Заценин, 1939). Так, A. filiformis заражает

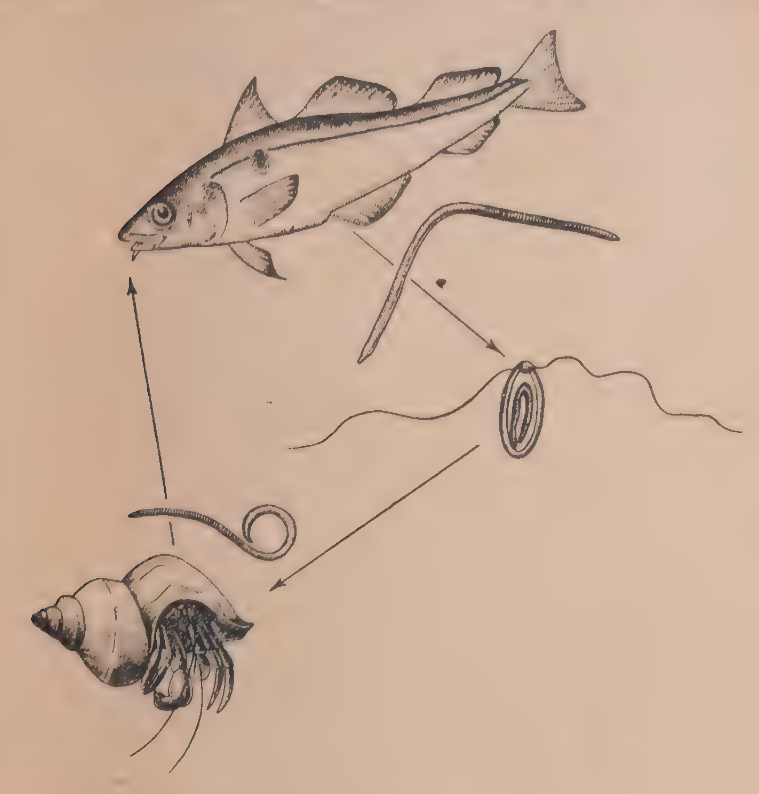


Рис. 4. Схема цикла развития A. morrhuae

5,6% трески и лишь 1% пикши, тогда как A. morrhuae — 4,2% трески и 36% пикши.

В распространении изучаемых личинок нематод наблюдается еще одна интересная особенность: оба вида попадаются только в раках отшельниках и в креветках из открытого моря или из глубоких проливов между материком и островами. У ракообразных, обитающих в губах, они совершенно не встречаются (см. таблицу).

В таком типичном жителе прибрежной зоны, как Spirontocaris turgida, нематоды не были найдены вовсе. Между тем близко родственный ему Spirontocaris spinus, обитатель открытого моря, служит промежуточным хозяином для обоих видов Ascarophis. Распространение последних в губах невозможно по ряду причин.

С одной стороны, и тот и другой вид нематод паразитирует только во взрослых рыбах, которые держатся в открытом море. Следовательно, в губах нет первичного источника заражения.

С другой стороны, живущая в губах и в прибрежной зоне молодь тресковых не заражается интересующими нас паразитами потому, что в ее пищевом рационе практически отсутствуют такие промежуточные хозяева, как раки-отшельники и креветки. Таким образом, если бы даже зараженная креветка и проникла в губу из открытого моря, она не могла бы послужить источником инвазии. Существование паразита не было бы поддержано.

### Литература


Зацепин В. И., 1939. Питание пикши в районе Мурманского побережья в связи с донной фауной, Тр. ПИНРО, вып. 3.

Зацепин В. И., Петрова Н. С., 1939. Питание промысловых косяков трески в южной части Баренцова моря, Тр. ПИНРО, вып. 5.

Петрова-Гринкевич Н. С., 1944. О пищевой конкуренции между пикшей и треской в Баренцовом море, Тр. ПИНРО, вып. 8.

Полянский Ю. И., 1952. Новые и мало известные нематоды из морских рыб, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XII.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГИРУДИНА В ТЕЛЕ МЕДИЦИНСКОЙ ПИЯВКИ

О. Н. КУЗНЕЦОВА

Кафедра зоологии Московской Ветеринарной академии и бделлологическая лаборатория Московского медицинского института Министерства здравоохранения РСФСР

Разрешение вопроса о локализации гирудина в теле медицинской пиявки представляет теоретический интерес и имеет практическое значение.

Наряду с непосредственным использованием самой пиявки как живого носителя гирудина, используются и препараты гирудина как в гирудинотерапии, так и при проведении опытов, связанных с изучением изолированных органов, при опытах по переливанию крови, при исследованиях нормальной крови вне организма и т. д.

При организации производства препаратов гирудина, естественно, возникает вопрос о степени использования тела медицинской пиявки. Нужно ли использовать все тело в соответствии с рецептом японских авторов Янагисава и Иокои (Vanagisawa a. Jokoi, 1938), или, следуя общепринятым методикам приготовления экстрактов и препаратов гирудина,— только передний конец тела пиявок — «головки», по терминологии большинства авторов?

Самое понятие «головки» очень относительно. Так, Хайкрафт (Haycraft, 1884), отрезая «головки» пиявок, использовал, как нам теперь известно, только треть той части тела пиявки, где расположены железы, выделяющие гирудин. Леду (Ledoux, 1896) при приготовлении экстрактов рекомендовал отрезать приблизительно от 1 до 1,5 см длины тела пиявки, не учитывая неодинаковость размеров пиявок. Франц (Franz, 1903) использовал «головки», принимая за таковые передний конец тела пиявки до мужского полового отверстия. А. Кирсанов и В. Черкасов (1938) отрезали головки до VII сегмента, не используя, таким образом, весь тот участок тела пиявки, который включает слюнные железы[1]. Большинство авторов при изложении методов получения экстрактов и препаратов гирудина ограничиваются только указанием об использовании «головок» пиявок, не определяя точно границы того отдела, которому дают название «головки».

Мы поставили своей задачей изучить распределение гирудина в теле медицинской пиявки, испытывая противосвертывающее действие экстрактов, полученных из разных отделов ее тела, на кровь лошади, взятую in vitro. Изучение распределения гирудина в теле пиявки позволит выявить тот участок тела, в котором концентрируется бо́льшее количество гирудина, и обусловит возможность более выгодного и рационального использования пиявки как сырья в производстве препаратов.

## Материал и методика

Проведено семь серий опытов, по 20 опытов в каждой серии. В каждом опыте использовалось 20—30 пиявок, в зависимости от веса.

Пять серий опытов было поставлено по испытанию действия на задержку свертывания крови экстрактов, получаемых из разных отделов тела. В одной серии опытов испытывалась активность экстрактов, получаемых из различных систем органов.

[1] Слюнные (шейные) железы пиявок, выделяющие гирудин, занимают, по Апати (Apathy, 1898), область VII, VIII, IX и даже X сегментов.

В одной серии опытов испытывалась активность экстракта из переднего отдела тела до клителлярных (половых) X, XI, XII сомитов и активность экстракта из половых желез.

В шести сериях опытов проводилось испытание действия экстрактов на задержку свертывания 5 мл крови и в одной серии испытывалось действие экстрактов, полученных из трех отделов тела пиявки, на задержку свертывания 10 мл крови. Пределом задержки свертывания крови во всех опытах принято 48 час.

При делении тела медицинской пиявки на отделы была принята схема Н. А. Ливанова (1905, 1940), построенная на естественных границах сомитов тела пиявки, что резко отличает ее от схемы Уайтмена.

В ряде русских и иностранных руководств по зоологии до сих пор по традиции принята схема Уайтмена (1884) деления тела пиявки на отделы [Полянский, Стрелков и соавторы, 1941; Скрибан и Аутрум (Scriban a. Autrum), 1934, и др.]. Эта схема построена на искусственном делении тела пиявки на отделы, основанном на гратиолетовском обозначении внешних границ тела.

Пиявок усыпляли спиртом или эфиром и обтирали от слизи и выброшенной крови, если таковая была. Затем каждую пиявку разрезали на части. Прежде всего отрезали заднюю присоску, затем задний отдел, состоящий из 20 колечек, и средний отдел (ниже женского полового отверстия), далее поясковый отдел и, наконец, предпоясковый (до мужского полового отверстия) и головной (13 колечек) отделы. Та же последовательность соблюдается и при разрезании тела на пять, четыре и на три части.

Мы полагали, что при расчленении тела пиявки в таком порядке, железы, вырабатывающие гирудин, затрагиваются в последнюю очередь, и благодаря этому уменьшается возможность механического, случайного перенесения гирудина на другие участки тела. Отрезанные части каждого отдела мы взвешивали, складывали в пронумерованные фарфоровые ступки и растирали. Части среднего отдела предварительно измельчали ножницами.

Сначала каждый отдел растирался в своей ступке с кварцевым песком. К образующейся кашице добавлялся хлористый натрий, дестиллированная вода и кусочек тимола из расчета на 1 г экстрагируемой массы: хлористого натрия — 40 мг, дестиллированной воды — 10 мл, кварцевого песку — 2,4 г, тимола — 15 мг.

Всю смесь еще раз хорошо перетирали до образования сиропообразной массы. Ступки с перетертой массой ставились под стеклянный колпак. Экстракция продолжалась во всех опытах 17 час., в условиях лаборатории, при температуре 16°. По истечении этого времени ступки с массой помещали в термостат на один час при температуре 40—50°. После этого масса перемешивалась и фильтровалась. Пробирки с профильтрованными экстрактами закрывались резиновыми пробками.

Испытание активности экстрактов производилось следующим образом. Мы брали предварительно простерилизованные пробирки и на них цветным карандашом наносили границы, до которых должна была быть налита кровь. В каждую пробирку градуированной пипеткой наливали 0,2 мл экстракта. Пробирки плотно закрывали ватными пробками. Делался прокол шприцем в v. jugularis лошади. Кровь, вытекающая из ранки, заполняла пробирки до указанной границы. Пробирки, закрытые пробками, ставились в штатив.

## Результаты опытов

Первая серия опытов. Проводилось испытание действия экстрактов, полученных из шести отделов тела, на задержку свертывания 5 мл крови. Тело пиявки разрезали на шесть частей: головная область, предпоясковая область, поясковая область, область средней кишки, область задней кишки и область задней присоски (рис. 1).

Как видно из рис. 1, наибольшей активностью обладают экстракты из головного и предпояскового отделов. Задержка свертывания в пробирках с экстрактом из задней присоски почти равна задержке свертывания в контрольной пробирке. Задержка свертывания наблюдалась и в пробирках с экстрактами из среднего и пояскового отделов, однако активность экстрактов из этих отделов, особенно из среднего, очень незначительна. Экстракт из заднего отдела пиявки, охватывающего область задней (усваивающей) кишки, не задерживает свертывание крови; наоборот, в пробирках с экстрактом из этого отдела свертывание крови наступает быстрее, чем в контрольных пробирках.

Во второй серии опытов испытывалась активность экстрактов, полученных из пяти отделов тела пиявки: головная область, предпоясковая область, поясковая область, средний отдел + задний отдел (область средней кишки + область задней кишки), область задней присоски (рис. 2). В этой серии опытов, разрезая тело пиявки на пять частей,

мы соединили средний отдел (область средней кишки) с задним отделом, содержащим заднюю (усваивающую) кишку. Экстракт из этого общего отдела дает меньшую задержку свертывания, чем экстракт из одного среднего отдела.

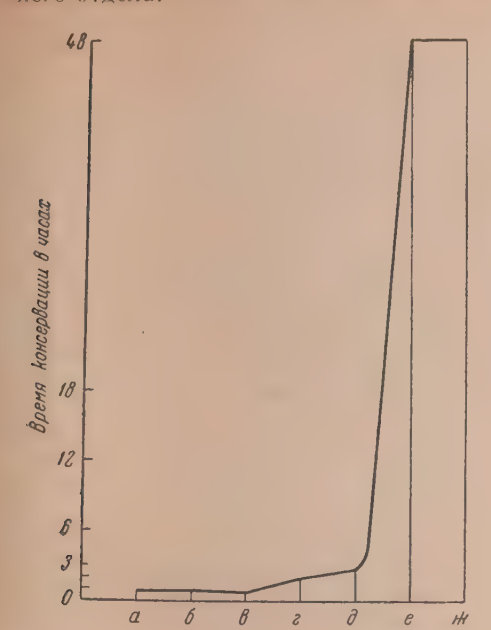



Рис. 1. Сравнительные данные по противосвертывающему действию экстракта (0,2 мл на 5 мл крови), полученного из шести отделов тела пиявки

*а* — контроль, *б* — задняя присоска, *в* — задний отдел, *г* — средний отдел, *д* — поясковый отдел, *е* — предпоясковый отдел, *ж* — головной отдел

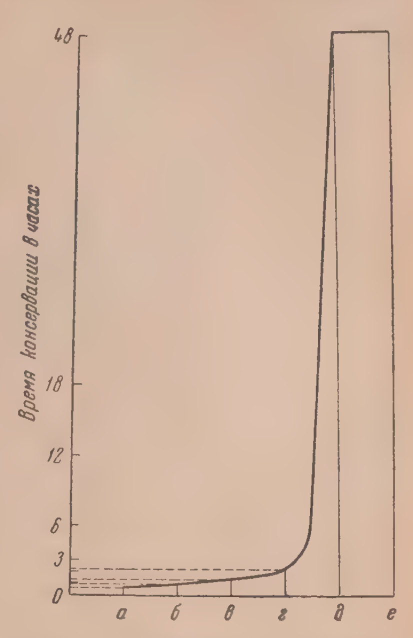



Рис. 2. Сравнительные данные по противосвертывающему действию экстракта (0,2 мл на 5 мл крови), полученного из пяти отделов тела пиявки

*а* — контроль, *б* — задняя присоска, *в* — средний отдел + задний, *г* — поясковый отдел, *д* — предпоясковый отдел, *е* — головной отдел

В третьей серии опытов испытывалась активность экстрактов из четырех отделов тела пиявки: передний отдел (головная область + + предпоясковая область), поясковая область, средний отдел + задний отдел (область средней кишки + область задней кишки), задняя присоска (рис. 3).

Задержка свертывания в пробирках с экстрактом из поясковой части как в первой, так и во второй и третьей серии опытов указывала на наличие гирудина в этой части тела. Необходимо было решить, сосредоточивается ли гирудин в остатках железок, вырабатывающих его, так как в этом отделе оставался X сегмент, или гирудин имеется также и в половых железах, как об этом писал Клод (Claude, 1937).

В четвертой серии опытов испытывались экстракты, полученные из слюнных железок и половой системы (мужской и женский половой аппарат и половые железы). Для получения экстрактов из половой системы мы вскрывали 10, 20 или 30 пиявок, в зависимости от их величины, и с помощью скальпеля и пинцета извлекали мужской (семенники, придатки семенников, пенис) и женский половой аппарат (яичники и влагалище). Промыв дистиллированной водой испытуемые части половой системы, мы извлекали из них экстракт. Многократная промывка желез дистиллированной водой производилась с целью удаления возможных следов гирудина, который мог выделиться из кишечника с кровью, всосанной пиявкой, при ранении последнего или из слюнных железок X сегмента.

Предполагая, что некоторая часть гирудина будет потеряна при надавливании на челюсти и железки в момент их извлечения, мы решили в данных опытах не извлекать слюнные железы, а отрезать передний конец тела до женского полового отверстия, т. е. тот участок тела, в который входит исследуемый нами комплекс (челюсти и железки с их протоками). Экстракция как половых желез, так и передних концов тела производилась по принятому нами методу.

Из поставленных опытов видно, что половые железы содержат небольшое количество гирудина и этим возможно объяснить задержку свертывания при действии на кровь экстракта, полученного из поясковой части.

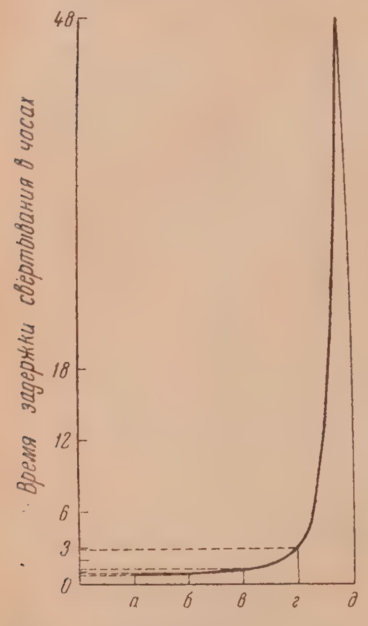



Рис. 3. Сравнительные данные по противосвертывающему действию экстракта (0,2 мл на 5 мл крови), полученного из четырех отделов тела пиявки

*а* — контроль, *б* — задняя присоска, *в* — средний отдел + задний, *г* — поясковый отдел, *д* — передний отдел до пояскового

При проведении **пятой серии опытов** была поставлена задача выяснить наличие гирудина в системах органов (кишечник, кожно-мышечный мешок, брюшная нервная цепочка, половые железы, слюнные железы). В этой серии опытов использовалось также 10, 20 и 30 одинаковых по весу и размеру пиявок. Весовое количество пиявок в каждом опыте было одинаковым.

В проведении операций сохранялась определенная последовательность. Осторожно вскрыв пиявок, мы удаляли кровь из кишечника (среднего отдела), в каком бы количестве она ни была, и тщательно промывали его дестиллированной водой. Промывка кишечника производилась даже при отсутствии крови. После промывки кишечника вынимался его задний отдел — концевая (усваивающая) и заднепроходная кишка. Как известно, в концевой кишке происходит переваривание и всасывание крови, а в среднем отделе (желудковой кишке) кровь продолжительное время не свертывается, так как при поступлении в желудковую кишку она смешивается с гирудином.

Мы предполагали, что концевая кишка не содержит гирудина, а, наоборот, содержит такие ферменты, которые парализуют его действие. Наше предположение подтверждалось и тем фактом, что в опытах первой серии при испытании экстрактов из среднего (область средней желудковой кишки) и заднего отделов (области задней — усваивающей — кишки) обнаруживается резкое различие между действием этих экстрактов на кровь. В то время как в пробирках с экстрактом из среднего отдела свертывание крови задерживается на 2 часа, в пробирках с экстрактом из заднего отдела не только не наблюдается задержки свертывания крови, но кровь свертывается быстрее, чем в контрольных пробирках (контроль — 50 мин., экстракт из заднего отдела — 45 мин.). Проведение операций в той последовательности, как указывалось выше, могло предохранять заднюю кишку от возможного попадания гирудина при извлечении среднего отдела кишечника и других отделов тела.

Затем извлекалась желудковая кишка и подвергалась экстрагированию. За удалением кишечника следовало извлечение половой системы — мужской (семенники, придатки семенников, предстательная железа, пенис) и женской (яичники и влагалище). Далее мы отрезали передний

отдел тела до женского полового отверстия, так как в этом отделе лежат железы, выделяющие гирудин. Удаляя предварительно задний участок тела, мы старались изолировать кожно-мышечный мешок заднего отдела от возможности попадания гирудина при ранениях железок в момент их извлечения. Кожно-мышечные мешки задних частей тщательно промывались дестиллированной водой для удаления могущих быть следов гирудина и растворения его. Вскрыв отрезанный передний конец тела и осторожно придерживая пинцетом челюсти, мы выделяли железки вместе с мышцами, среди которых расположены эти железки и идущие от них протоки. Экстракции подвергались также нервные цепочки.

Испытание экстрактов, полученных из различных систем органов, дало интересные результаты (рис. 4).

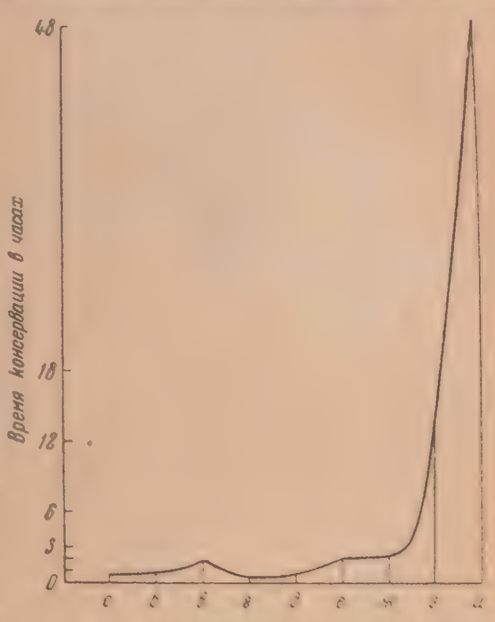


Рис. 4. Сравнительные данные по противосвертывающему действию экстракта (0,2 мл на 5 мл крови), полученного из различных систем органов пиявки

а — контроль, б — брюшная нервная цепочка, в — кожно-мышечный мешок, г — задняя кишка, д — желудковая кишка без крови, промытая, е — желудковая кишка, имеющая кровь, не промытая, ж — половая система, з — передний конец тела без железок, и — железки в челюстях

Как видно из рис. 4, наибольшая задержка свертывания вызывается экстрактом из желез, выделяющих гирудин. Экстракт из переднего конца тела без слюнных железок также дает значительную задержку свертывания. Такая задержка объясняется, видимо, тем, что железы были отпрепарированы неполностью. Экстракт из половых желез дает довольно устойчивую задержку свертывания. Экстракт из желудковой кишки дает задержку свертывания только в том случае, если в кишечнике пиявки находится кровь, содержащая гирудин. Следы этой крови с гирудином, вероятно, остаются, несмотря на тщательную промывку кишечника, и вызывают задержку свертывания. Экстракт из желудковой кишки голодных пиявок, не содержащей крови, при тщательной промывке кишечника не вызывает задержки свертывания. Экстракт из брюшных цепочек задержки свертывания не вызывает. Задержка свертывания в пробирках с экстрактом из кожно-мышечного мешка имеется, но незначительная.

Интересные результаты дал экстракт из задней (усваивающей) кишки. Как известно, кровь из желудковой кишки небольшими порциями поступает в концевую кишку, где и происходит переваривание и усвоение. Свертывание в пробирках с кровью, содержащей экстракт из концевой кишки, наступает быстрее, чем в контрольных пробирках, так же как и в пробирках с экстрактами из заднего отдела.

Данные опытов этой серии свидетельствуют о наличии в задней (усваивающей) кишке таких веществ, которые не только парализуют действие гирудина, но и ускоряют процесс свертывания.

В шестой серии опытов производилось испытание активности экстрактов из трех отделов тела: переднего отдела (головная область + предпоясковая область + поясковая область), среднего отдела + заднего (область средней кишки + область задней кишки), задней присоски. Го-

ловной отдел отрезался одним сомитом ниже женского полового отверстия. Принятая нами граница переднего конца тела соответствует границе поясков ого отдела.

Отрезая таким образом передний конец тела пиявки, мы захватывали все отделы переднего конца (головной + предпоясковый + поясковый), которые включают весь комплекс органов и тканей, содержащих, по данным наших опытов, гирудин (слюнные железы, челюсти с протоками, идущими от желез, половая система, значительная часть желудковой кишки и кожно-мышечного мешка). Второй отрезок тела — средний отдел —

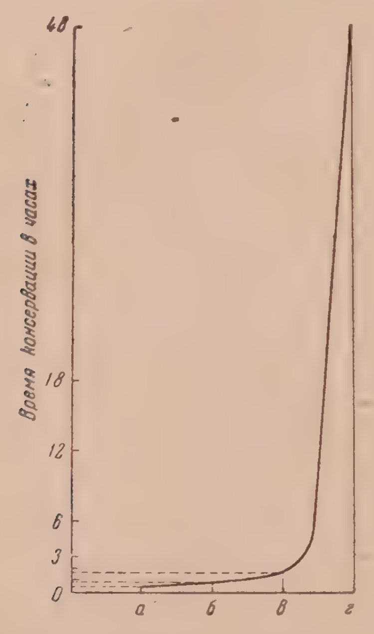



Рис. 5. Сравнительные данные по противосвертывающему действию экстракта (0,2 мл на 5 мл крови), полученного из трех отделов тела пиявки

*а* — контроль, *б* — задняя присоска, *в* — средний отдел + задний, *г* — головной отдел до среднего

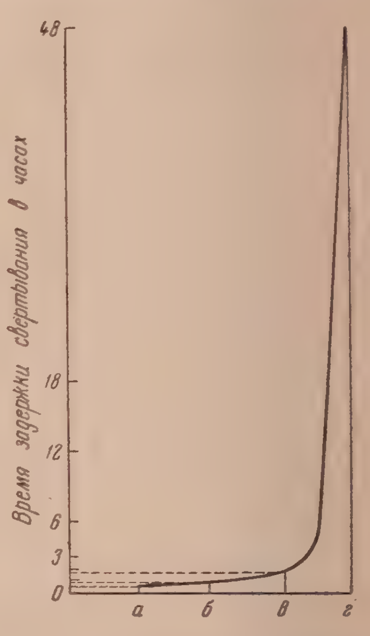



Рис. 6. Сравнительные данные по противосвертывающему действию экстракта (0,2 мл на 10 мл крови), полученного из трех отделов тела пиявки

*а* — контроль, *б* — задняя присоска, *в* — средний отдел + задний, *г* — головной отдел + предпоясковый + поясковый

включал все остальные сомиты тела до задней присоски; третий участок — область задней присоски. Результаты опытов показаны на рис. 5.

Во всех описанных опытах мы брали 5 мл крови и определяли активность экстрактов задержкой свертывания этого количества крови во времени (48 час.). Однако, кроме определения активности экстрактов посредством задержки свертывания во времени, может быть принят другой критерий активности, а именно,— то количество крови, свертывание которого может быть задержано тем же количеством экстракта в различное время.

С е д ь м а я  с е р и я  о п ы т о в. Активность экстрактов из трех отделов тела была проверена на задержку свертывания 10 мл крови (рис. 6). Из опытов этой серии ясно, что экстракт, взятый в том же количестве (0,2 мл), обладает значительной активностью, задерживая свертывание даже 10 мл крови лошади, т. е. двойной порции крови, причем на тот же срок, как и в шестой серии опытов. Следовательно, можно заключить, что 10 мл крови не являются пределом для задержки свертывания испытываемыми экстрактами.

## Выводы

1. Испытание действия экстрактов, получаемых из разных отделов тела пиявки, на задержку свертывания крови, обнаруживает различную активность этих экстрактов.

2. Различная активность экстрактов свидетельствует о неравномерном распределении гирудина в теле медицинской пиявки.

3. Кривая задержки свертывания крови экстрактами, получаемыми из разных отделов тела пиявки, повышается по направлению к переднему концу тела медицинской пиявки, что свидетельствует о концентрации гирудина именно в этом отделе.

4. Концентрация гирудина в переднем отделе тела пиявки объясняется наличием железок, занимающих область VII, VIII, IX и X сегментов.

5. На основании проведенных опытов и данных анатомии медицинских пиявок, мы рекомендуем при производстве препаратов гирудина использовать в качестве лекарственного сырья только передний конец тела пиявки, захватывающий 12 сегментов тела и включающий всю совокупность отделов тела пиявки, которые содержат гирудин в бо́льшей концентрации.

## Литература


Кирсанов А. и Черкасов В., 1938. Получение гирудина-сырца, Клинич. Медиц., 8.

Ливанов Н., 1905. Acanthobdella peledina Grube, Зап. универ., Казань.— 1940. Класс пиявок (Hirudinea), Руководство по зоологии под ред. Зенкевича Л.—

Щеголев Г., 1938. Внешняя морфология сомита Trocheta subviridis f. Danastrica в связи с некоторыми соображениями о возникновении вторичной кольчатости у пиявок, Работы лаб. общей биол. и зоол. 3-го Моск. мед. ин-та, 1.

Apathy S., 1898. Die Halsdrüsen von Hirudo medicinalis L. mit Rücksicht auf die Gewinnung des Gerinnungs-hemmendem Secrets, Biolog. Ztrbl., XVIII.

Claude A., 1937. Spreading properties of leech extracts and formation of limph., J. Exp. Med., 66.

Franz F., 1903. Über den die Blutgerinnung aufhebenden Bestandteil des medizinischen Blutegels, Arch. exp. Path. u. Pharm., 49.

Haycraft J., 1884. On the action of a secretion obtained from the medicinal leech on the coagulation of the blood, Proc. of the Roy. Soc. of London, 36.

Ledoux, 1896. Recherches comparatives sur les substances principales qui suspendent la coagulation du sang, Arch. de Biologie, XIV.

Vanagisawa H. a. Vokoi Eiichi, 1938. The purification of Hirudin an active principle of hirudo medicinalis, Proc. Imp. Acad. (Tokyo), 14.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# О РАЗМНОЖЕНИИ БАЙКАЛЬСКОГО МОЛЛЮСКА BAICALIA HERDERIANA LDH. И ДРУГИХ

**Г. Б. ГАВРИЛОВ**

**Иркутская научно-исследовательская геофизическая обсерватория**

В работе Кожова (1928), касающейся времени размножения байкальских моллюсков, автор на основании того, что половая железа у самок функционирует круглый год, приходит к выводу, что Benedictia baicalensis Gerstf. размножается круглый год. То же мнение он высказывает и о другом виде того же семейства, обитающем в Байкале — Kobeltocochlea martensiana W. Dyb.

К сожалению, указанный автор в своих выводах опирался только на результаты просмотра гистологических срезов половых желез этих видов, считая, очевидно, что наличие зрелой половой железы означает, что организм находится в состоянии размножения.

Мы считаем, что на основании одних только гистологических срезов половых желез нельзя делать выводы о времени и периодичности размножения организма, ибо деятельное состояние половых желез еще не означает, что организм размножается. Размножение организма — это воспроизведение себе подобных особей, и только наличие не вызывающих сомнений фактов о времени рождения детенышей или хотя бы о времени кладки яиц является основанием для суждений о времени и периодичности размножения организма. Поэтому мнение Кожова о круглогодичности в размножении Bened. baicalensis и Kob. martensiana требует подтверждения.

В своей работе по изучению прибрежной макрофауны Байкала на глубинах 0—4 м я встретился с необходимостью получить не вызывающие сомнения данные о времени размножения одного из наиболее многочисленных в этой зоне моллюсков — Baicalia herderiana Ldh., преобладающего на площади дна по количеству особей и биомассе среди прочих видов прибрежной фауны и богато представленного в питании прибрежных бентосоядных рыб — осетра и хариуса. Так как данный вид не является живородящим, то за время его размножения было принято время кладки яиц.

Для разрешения этого вопроса была применена следующая методика. На глубину в 3 м в Байкал ежемесячно ставились три камня, взятые с берега и заведомо свободные от каких-либо кладок водных животных. Через месяц пребывания в воде камни поднимались и осматривались. С них снимались все кладки, на них обнаруженные, после чего камни снова ставились в воду на старое место до нового подъема через месяц. Очевидно, что все кладки, обнаруженные на камнях, были отложены только в течение того времени, что они находились в воде, и при нахождении кладки интересовавшего меня вида после пребывания камня в воде в течение месяца можно было утверждать с уверенностью, что данный вид в течение этого месяца размножается.

Так как кладка B. herderiana не описана, то для определения ее вида

в августе 1947 г. я посадил в аквариум с ежедневно сменявшейся байкальской водой более 100 экз. этого моллюска, положив туда чистый камень. Через неделю на камне были обнаружены три кладки, которые представляли собой круглые полупрозрачные плоские образования светло-желтого цвета, плотно приставшие к камню, с желтоватым яйцом (всегда одним) внутри, которое обычно приближено к ободку. Последующие находки этих же кладок в природе, с уже развившимся эмбрионом (весьма характерным для B. herderiana), подтвердили принадлежность кладки данного типа этому виду.

На камнях, кроме кладок B. herderiana, встречались кладки и других видов моллюсков, которые также собирались и учитывались. Прежде всего встречались кладки какого-то другого вида Baicalia, повидимому B. bithyniopsis, занимающего после B. herderiana второе место по численности на малых глубинах (кладок в аквариуме не получено ввиду трудности собрать достаточно большое количество взрослых особей данного вида). Кладки эти крупнее, чем у B. herderiana, и не прозрачны. Далее обнаруживались кладки Bened. baicalensis Gerstf., Choanomphalus maacki Gerstf. и Valvata baicalensis Gerstf. Все три описаны у Кожова (1936). Кроме указанных, попадались кладки, похожие на таковые Ch. maacki, но меньших размеров, с четырьмя яйцами, которые при нахождении им подобных в природе с эмбрионами (с шапочковидной раковиной) были отнесены к Pseudancylastrum troscheli W. Dyb.

Результаты наблюдений по описанной методике представлены в таблице, из которой видно, что B. herderiana, несомненно, кладет кладки круглый год. Что касается других видов моллюсков, приведенных в таблице, то нахождение кладок Benedictia baicalensis летом (в июне-июле) и зимой (в декабре-январе) можно считать некоторым основанием для утверждения, что данный вид размножается летом и зимой, оставляя вопрос о размножении его весной и осенью открытым, до получения не вызывающих сомнений фактов.

**Результаты наблюдений над размножением моллюсков оз. Байкал**

| Дата постановки камней | Дата подъема камней | Количество кладок | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Baicalia herderiana | Baicalia (bithyniopsis?) | Choanomphalus maacki | Pseudancylastrum troscheli | Benedictia baicalensis | Valvata baicalensis |
| 1.VII 1947 | 2.VIII | 1 | 2 | — | — | 1 | 10 |
| 5.VIII 1947 | 31.VIII | 7 | 1 | 1 | — | — | 6 |
| 3.IX 1947 | 1.X | 59 | 8 | — | — | — | 1 |
| 6.X 1947 | 3.XI | 1 | 1 | — | — | — | — |
| 13.XI 1947 | 6.XII | 3 | — | 1 | 1 | — | — |
| 17.XII 1947 | 7.I | 9 | 1 | 2 | — | 2 | — |
| 15.I 1948 | 5.II | 12 | 9 | 2 | 1 | 1 | — |
| 12.II 1948 | 23—24.III | 18 | 8 | 3 | 2 | — | — |
| 21—25.III 1948 | 21—24.V | 38 | 12 | 10 | 12 | — | — |
| 3.VI 1948 | 2—3.VII | 15 | 9 | 3 | 2 | 3 | — |

Просмотр семявыносящих протоков самца под малым увеличением микроскопа во все сезоны года в течение трех лет (более 1200 наблюдений) показал наличие спермиев у всех просмотренных особей с высотой раковины свыше 6 мм. Это служит косвенным подтверждением круглогодичного размножения B. herderiana.

Приводимые в таблице данные о размножении других видов моллюсков следует считать предварительным материалом для исследований по циклу размножения этих организмов.

Круглогодичная откладка яиц моллюском B. herderiana, повидимому, связана с необыкновенным обилием этого вида в прибрежной зоне на

небольших глубинах. Круглогодичное размножение B. herderiana происходит на небольших глубинах (до 4 м) и не может быть объяснено с точки зрения Базикаловой и Кожова. До сих пор факт наличия круглогодичности в размножении у байкальских животных был констатирован у представителей только двух фаунистических групп — гаммарид (Базикалова, 1941; Гаврилов, 1949) и моллюсков (Кожов, 1928). Базикалова (1941), обнаружив круглогодичное размножение у байкальских глубоководных гаммарид, объяснила это приспособлением организма к стабильным температурным условиям среды, выработавшимся в процессе эволюции байкальских глубоководных форм. Кожов (1928), обсуждая вопрос о причинах предполагаемого им круглогодичного размножения моллюска Benedictia baicalensis, также ставит это явление в зависимость от постоянства условий среды, в первую очередь температуры.

Объяснять круглогодичность в размножении B. herderiana этими обстоятельствами никак нельзя, ибо условия существования в прибрежной зоне Байкала не являются постоянными, а беспрерывно изменяются, (в том числе изменяется температура как по сезонам, так и в течение суток). Таким образом, то, что может служить объяснением причин круглогодичного размножения на глубинах Байкала, не подходит для прибрежной зоны.

Как известно, учение Мичурина ставит жизнедеятельность организма и отправление всех его жизненных функций в прямую зависимость от окружающей среды, в том числе от пищи (Лысенко, 1948). Если есть налицо достаточное количество пищи, а также благоприятный комплекс условий среды (температура, свет, химизм и т. д.), то это дает возможность организмам размножаться. Если все это имеется периодически, то организм размножается также периодически. Примером подобного рода является круглогодичное и зимнее размножение мышей в скирдах и ометах, отмеченное Наумовым (1948). Последний о мышах пишет: «Для многих видов сезонность размножения определяется динамикой запасов корма в природе».

В соответствии с этим рассуждением, в Байкале на малых глубинах круглый год в избытке должна быть пища для всех тех животных, которые здесь размножаются круглый год. Повидимому, это обстоятельство объясняет круглогодичное размножение B. herderiana.

По данным Родиной (1951), производившей экспериментальное изучение питания прибрежных моллюсков оз. Байкал, в том числе и B. herderiana, последние широко используют в пищу бактерии; при этом, получая исключительно бактериальное питание, B. herderiana могут существовать и размножаться. Что касается наличия этого рода пищи на дне прибрежной зоны Байкала, то Родина обнаружила высокое содержание дрожжей на поверхности камней литорали в зоне массового размножения бентических водорослей. Их количество, по данным чашечного счета (т. е. методом посевов), достигает 12 000 на 1 см$^2$, а по данным прямого счета, 190 000 на 1 см$^2$. По словам самой Родиной (1951), «это представляет огромные количества». «Рассмотрение препаратов показывало неизменно прекрасное состояние клеток и нахождение их в фазе размножения».

Вскрытие кишечных трактов, производившееся автором (более 150 наблюдений в течение всех сезонов года), показало наличие в кишечниках очень небольшого количества форменных элементов (и далеко не у всех просмотренных экземпляров). Последние представлены главным образом створками диатомей, среди которых преобладают планктонные, кроме того в незначительном проценте встречаются обломки спикул губок.

Наличие в кишечных трактах планктонных диатомей при строго придонном обитании данного вида говорит о том, что диатомеи являются случайным элементом, захватываемым попутно с другой пищей, т. е. что это отмершие диатомеи, опустившиеся на дно. О том же говорит присут-

ствие обломков спикул губок (если бы данный моллюск питался губками, в кишечных трактах были бы находимы целые спикулы).

Малое количество форменных элементов в кишечниках (обнаруживаемых к тому же в заднем отделе) говорит о том, что пища B. herderiana такого характера, что не дает форменных остатков. Остается признать, что пища B. herderiana — бактериального характера, что вполне согласуется с данными Родиной, ибо на дне прибрежной зоны Байкала нет таких объектов питания, которые не давали бы форменных остатков, различимых в микроскоп, за исключением Draparnaldia. Однако последний макрофит вегетирует очень короткое время летом и осенью, и если бы B. herderiana ориентировалась в своем питании на него, то зимой этот моллюск вымирал бы от голода.

Следовательно, данный моллюск — бактериеяд и к тому же пищи ему хватает всегда.

Таким образом, наличие круглогодичности в размножении B. herderiana можно объяснить бактериальным питанием этого вида и обилием бактериальной пищи на субстрате.

Надо полагать, что подобного рода обстоятельства объясняют круглогодичный цикл размножения и других прибрежных моллюсков — Benedictia baicalensis и другого вида моллюсков рода Baicalia, кладки которого предположительно отнесены к B. bithyniopsis.

### Литература

Базикалова А. Я., 1941. Материалы по изучению размножения байкальских амфипод, Изв. АН СССР, сер. биол., № 3.
Гаврилов Г. Б., 1949. К вопросу о времени размножения амфипод и изопод оз. Байкал, ДАН СССР, XIV, № 5.
Кожов М. М., 1928. Наблюдения над Benedictia baicalensis Gerstf. и другими представителями сем. Hydrobiidae, Изв. БГИ при ИрГУ, IV, вып. 1.— 1936. Моллюски оз. Байкал, Тр. БЛС АН СССР, VIII.
Лысенко Т. Д., 1948. Агробиология.
Наумов Н. П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов.
Родина А. Г., 1951. О роли бактерий в продуктивности водоемов, Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН, вып. 1. Пробл. гидроб внутр. вод., 1, Изд-во АН СССР.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ ЩИТНЯ (APUS CANCRIFORMIS SCHÄFF.)

А. П. ЩЕРБАКОВ и Т. А. МУРАГИНА

Биологическая станция на Глубоком озере Института морфологии животных Академии наук СССР

Общеизвестно, что одним из важнейших условий, определяющих интенсивность обмена веществ животных, оказывается размер (вес) их тела. Для ряда групп животных показано, что величина обмена растет медленнее, чем вес, и таким образом с увеличением размеров организма интенсивность обмена (т. е. обмен на единицу веса) падает.

До последнего времени зависимость между обменом и весом животных сколько-нибудь детально была изучена лишь у позвоночных, и среди них преимущественно у теплокровных. Было установлено, что эта зависимость имеет параболический характер и для всех изученных теплокровных может быть вполне удовлетворительно выражена одним уравнением.

Недавно Винбергом (1950) было выяснено, что подобная же параболическая зависимость между обменом и весом существует у ракообразных. И в этом случае все имеющиеся данные хорошо следуют одному уравнению: $Q = 0{,}105\ w^{0{,}81}$, где $Q$ — потребление кислорода, а $w$ — живой вес.

Охватываемые этим уравнением различия в весе ракообразных огромны — от сотых долей миллиграмма до сотен граммов. И тем не менее одна и та же количественная зависимость оказывается справедливой как для различных возрастных стадий одного и того же вида ракообразных, так и для различных видов, отличающихся размерами. В этом отношении одной общей закономерности подчиняются и высшие и низшие ракообразные, и пресноводные и морские.

Среди более 30 видов, данные для которых приведены Винбергом, серьезное отклонение от этой зависимости обнаружил лишь один, а именно щитень — Apus (Triops) cancriformis Schäff., дыхание которого было изучено Готови (Hotovy, 1938). Интенсивность дыхания щитня по сравнению с интенсивностью дыхания других ракообразных сходного размера оказалась значительно более высокой, что отметил уже сам Готови. Хотя измерения поглощения кислорода щитнями были проведены Готови достаточно тщательно и с методической стороны не вызывают сомнений, тем не менее представлялось интересным и важным проверить его данные, прежде чем окончательно принять их и сделать некоторые напрашивающиеся в таком случае выводы.

Воспользовавшись появлением щитней в середине сентября 1951 г. в окрестностях Биологической станции на Глубоком озере, мы произвели ряд измерений интенсивности их дыхания, результаты которых приводятся ниже.

Два слова об условиях обитания щитней и методике измерения дыхания. Щитни были найдены в типичном для них биотопе — на лесной до-

роге, в лужах с глинистым дном и мутной водой. В этих же лужах щитни были находимы и в прежние годы.

Интенсивность дыхания измерялась по поглощению кислорода. Для этого щитни по одному помещались в склянки с притертой пробкой, заполненные фильтрованной водой. По истечении определенного срока, который подбирался с таким расчетом, чтобы концентрация кислорода не снижалась более чем наполовину от исходной, обычным методом Винклера определялось содержание кислорода в опытных и контрольных (без щитней) склянках, и по разности вычислялось потребление кислорода рачками. Измерения были проведены при двух температурах 10 и 20°, что дало возможность установить для этого интервала температур величину температурного коэффициента — $Q_{10}$, оказавшуюся равной 2,2.

Ограниченность числа имевшихся щитней вынудила нас проводить измерения дыхания повторно на одних и тех же экземплярах. При этом обнаружилось, что потребление кислорода у таких голодающих животных весьма заметно снижается в течение первых же дней. Это хорошо видно из приводимых в табл. 1 данных, полученных на 5 экз.

Таблица 1

**Влияние голодания на потребление кислорода щитнями**

| Вес щитней (сырой/сухой), мг | Потребление кислорода при 20° (мг/сутки на 1 экз.) | | |
|---|---|---|---|
| | 1-й день | 2-й день | 3-й день |
| 160/13,5 | 2,74 | 2,83 | 2,44 |
| 190/18,5 | 3,01 | 2,88 | 2,56 |
| 230/19 | 2,68 | 2,15 | 1,51 |
| 340/28 | 2,59 | 2,96 | 2,43 |
| 410/35 | 4,67 | 4,00 | 3,15 |
| В среднем | 3,14 | 2,96 | 2,42 |

Так как нашей задачей была проверка данных об интенсивности дыхания щитней, полученных Готови, а этот автор специально подчеркивает, что проводил свои измерения на заведомо сытых, только что выловленных из водоема рачках, то в дальнейшем мы оперируем результатами измерений лишь за первый день.

В табл. 2 представлены средние величины потребления кислорода для двух размерных групп щитней. Величины эти приведены к 15° при помощи экспериментально найденного $Q_{10} = 2{,}2$. Тут же для сравнения помещены данные Готови.

Для вычисления интенсивности дыхания мы определяли как сухой, так и сырой вес щитней. При этом выяснилось, что содержание воды в них очень велико. На основании 26 определений процент воды оказался равным в среднем 91,2, с очень незначительным колебанием отдельных величин (90—92%). Следует попутно отметить, что при пересчете данных Готови с сухого веса на сырой Винберг принимал содержание воды в щитнях равным 80% и таким образом вычисленные им веса оказались в два раза меньше истинных, а интенсивность дыхания соответственно завышена.

Ознакомление с табл. 2 показывает, что наши измерения дыхания щитней дали результаты, близко совпадающие с результатами Готови, особенно если учесть некоторую разницу в размерах подопытных рачков. Подтверждается, следовательно, и факт повышенной интенсивности дыхания щитня. Для иллюстрации этого приводим в табл. 3 сравнительные данные о дыхании щитня и некоторых других ракообразных сходного

Таблица 2

**Потребление кислорода щитнями при 15°**

| Средний вес щитней в мг | | Потребление кислорода в мг | | Число измерений | Примечания |
|---|---|---|---|---|---|
| сырой | сухой | на 1 экз. в 1 час, | на 1 г сухого веса в 1 час | | |
| 330 | 29 | 0,17 | 5,9 | 6 | Наши данные |
| 220 | 19 | 0,14 | 7,4 | 7 | |
| 780* | 69 | 0,301 | 4,36 | 17 | Данные Готови |
| 420* | 37 | 0,231 | 6,25 | 21 | |
| 43* | 3,8 | 0,032 | 8,39 | 18 | |

* Вычислено по сухому весу, принимая содержание воды равным 91,2%

размера. Эти данные взяты из сводной таблицы Винберга (1950), но сырые веса щитней вычислены исходя из найденного нами содержания воды в них.

Таблица 3

**Сравнение дыхания щитня и некоторых других ракообразных при 15°**

| Название организма | Сырой вес в мг | Потребление кислорода в мг/экз. в 1 час |
|---|---|---|
| Apus cancriformis . . . | 420 | 0,231 |
| Emerita talpoida . . . . | 400 | 0,064 |
| Talorchestia megalophtalma . . . . . . . . | 390 | 0,061 |
| Talorchestia megalophtalma . . . . . . . | 340 | 0,039 |
| Apus cancriformis . . . | 330 | 0,170 |
| Emerita talpoida . . . . | 300 | 0,071 |

Из табл. 3 видно, что скорость потребления кислорода у щитней в 3—4 раза больше, чем у других ракообразных сходного размера. Следовательно, можно считать установленным, что при наличии определенного уровня интенсивности обмена, характерного для всего класса ракообразных, отдельные виды могут обнаруживать значительные отклонения от этого уровня в сторону его повышения (а вероятно, и понижения).

Необычайно высокая интенсивность дыхания щитней связана, несомненно, с особенностями их биологии. Как известно, щитни относятся к числу типичных представителей фауны эфемерных водоемов. Различного рода лужи, канавы, мелкие пойменные водоемчики — вот наиболее обычные местообитания этих рачков. Все эти водоемы легко высыхают. Понятно поэтому, что одним из важнейших приспособлений к существованию в таких эфемерных водоемах оказывается быстрое завершение жизненного цикла. И действительно, по сравнению с другими ракообразными сходного размера, щитни отличаются быстрым ростом и развитием, свя-

занным с частыми и многочисленными линьками (Чувахин, 1929). Все это требует повышенной жизнедеятельности и интенсивности обмена.

Одна из характернейших особенностей морфологии щитней — чрезвычайно сильное развитие дыхательной поверхности — обусловлена, повидимому, высокой интенсивностью дыхания этих рачков, а не плохими кислородными условиями населяемых ими водоемов. В воде луж, из которых вылавливались щитни для наших наблюдений, содержание кислорода оказалось равным 8 мг/л. Высокое содержание кислорода в водоемах с щитнями обнаружил также и Готови.

В заключение отметим, что щитень не представляет единственного исключения среди ракообразных, выделяясь высокой интенсивностью своего обмена. Виноградов (1952), измеривший интенсивность дыхания пяти форм морских планктонных рачков, нашел, что у четырех из них фактически найденная интенсивность дыхания оказалась очень близкой к вычисленной по приведенной выше формуле, а у пятой формы — Parathemisto japonica — измеренная интенсивность значительно превосходила вычисленную.

### Литература


Винберг Г. Г., 1950. Интенсивность обмена и размеры ракообразных, Журн. общ. биологии, XI, 5.

Виноградов М. Е., 1952. Влияние дыхания зоопланктона на уменьшение содержания кислорода в различных слоях, ДАН, т. 82, № 4.

Чувахин В., 1929. К биологии Apus cancriformis Schäff., Зап. Болшев. биол. стан., вып. 3.

Hotovy R., 1938. Die Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauches von der Temperatur und Körpergrösse bei Triops cancriformis B., Zool. Anz., Bd. 122, Hft. 7/8.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# НОВЫЙ ВИД SCHIZOPERA (COPEPODA, HARPACTICOIDA) ИЗ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Е. В. БОРУЦКИЙ

Зоологический музей Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

В одной из планктонных проб из Каспийского моря, хранящихся в Зоологическом музее Московского государственного университета, мною был обнаружен представитель рода Schizopera, который является новым для науки.

## Schizopera akatovae Borutzky sp. nov. (см. рисунок)

Самка. Длина без каудальных щетинок — 0,60 мм. Рострум длинный, конусовидный. Абдоминальные сегменты с рядом шипиков по заднему краю. Анальная пластинка с плоским, слабо зазубренным наружным краем. Каудальные ветви одинаковой длины и ширины, суживающиеся к дистальному концу; внутренний край их выпуклый с продольным рядом длинных шипиков; наружный край прямой и вооружен двумя длинными тонкими щетинками в проксимальной и дистальной частях края и одной крепкой шипообразной щетинкой и маленьким шипиком в дистальной части над основанием задней тонкой щетинки. Нижняя сторона ветвей с тремя шипиками над основанием апикальных щетинок, из последних средняя — самая длинная и равняется $^1/_3$ длины рачка, наружная в три раза короче средней, заметно расширена в основании и S-образно изогнута кнаружи, внутренняя очень короткая; дорсальная щетинка несколько смещена к внутреннему краю ветвей. Передние антенны состоят из восьми члеников, вооружены длинными щетинками; сензорный цилиндр четвертого членика короткий и доходит лишь до середины последнего членика. Придаток задних антенн двучленистый, с длинным и узким последним члеником, несущим на конце две разной длины щетинки, и коротким первым члеником, вооруженным длинной щетинкой на дистальном конце. Строение ротовых частей типично для рода. Обе ветви $P_1$ — $P_4$ трехчленистые. Эндоподит $P_1$ длиннее соответствующего экзоподита на длину своего последнего членика; первый членик его доходит до середины последнего членика экзоподита и на вершине внутреннего края несет длинную щетинку, второй членик лишен внутренней щетинки; два первых членика экзоподита без щетинок на внутреннем крае. Эндоподит $P_2$ несколько длиннее соответствующего экзоподита, эндоподит $P_3$ такой же длины, а эндоподит $P_4$ доходит только до середины последнего членика экзоподита. Первые членики обеих ветвей всех трех пар ног ($P_2$ — $P_4$) без щетинки на вершине внутреннего края, в то время как вторые членики несут по одной щетинке с редким оперением на дистальном конце. Последние членики экзоподитов $P_2$ — $P_4$ несут по четыре придатка (один субапикальный наружный шип и три щетинки — две апикальные и одна субапикальная). Конечный членик эндоподита $P_2$ с че-

тырьмя придатками (одна щетинка на внутреннем крае, две щетинки на вершине и один шип на вершине наружного края), эндоподита $P_3$ с пятью придатками (добавляется еще одна апикальная щетинка), эндоподита $P_4$ с тремя придатками (одна субапикальная внутренняя, одна апикальная щетинки и один субапикальный наружный шип). У эндоподита $P_5$ двухчленистая, внутренняя лопасть основного членика широкая, но короткая и вооружена пятью оперенными щетинками, из которых самая длин-

Schizopera akatovae Borutzky sp. nov.

*1* — каудальные ветви самки сверху; *2* — каудальные ветви самки снизу; *3* — придаток задних антенн; *4* — $P_1$ самки; *5* — эндоподит $P_2$ самки: *6* — эндоподит $P_3$ самки; *7* — эндоподит $P_4$ самки; *8* — эндоподит $P_5$ самки; *9* — эндоподит $P_2$ самца, *10* — эндоподит $P_5$ самца; *11* — семяприемник самки

ная — чевертая от внутреннего края; конечный членик округлый, несет пять придатков различной длины; между основанием конечного и внутренней лопастью основного членика имеется отчетливая вырезка. Рисунок генитального поля напоминает таковой у Sch. paradoxa (Daday).

Самец. Несколько меньше самки. Отличается от самки строением передних антенн, которые преобразованы в хватательные и типичны для рода вооружением каудальных ветвей и строением эндоподита $P_2$ и рудиментарной ножки. Каудальные ветви относительно более длинные, чем у

самки, с нормально развитой наружной апикальной щетинкой. Эндоподит $P_2$ преобразован в копулятивный орган: второй членик его — с округлым выступом в проксимальной части внутреннего края, позади которого прикрепляется щетинка, и двумя придатками на вершине, из которых внутренняя щетинка значительно толще наружной; третий членик отходит в дистальной части наружного края второго членика, мощный, равен длине второго членика и на конце с выемкой на внутреннем крае. Внутренняя лопасть основного членика $P_5$ с двумя оперенными шипами, из которых наружный немного короче внутреннего; конечный членик округлен и вооружен пятью придатками, из которых апикальный имеет вид мощного оперенного шипа, а рядом с ним средняя щетинка S-образно изогнута и расширена перед основанием.

Вид обнаружен в количестве одной самки и одного самца в Каспийском море. Более точное указание местонахождения и дата отсутствуют.

Вид назван в честь Н. А. Акатовой, описавшей первого представителя рода Schizopera из Каспия.

Sch. akatovae sp. nov. хорошо отличается от всех известных видов рода рядом признаков, как-то: строением каудальных ветвей (наличие верхней латеральной щетинки и форма наружной апикальной щетинки), вооружением конечного членика эндоподита $P_3$ (пять придатков), вооружением и формой $P_5$ самки и самца, и особенно хорошо отличается наличием пяти щетинок на внутренней лопасти основного членика $P_5$ самки, которая у всех прочих видов несет четыре щетинки.

Род Schizopera был установлен Сарсом (Sars, 1905) для вида Sch. longicaudata, описанного им из мелкой солоноватой лагуны на о-вах Чатам. Этот род очень близок к богатому видами (более 80) морскому роду Amphiascus, вследствие чего одни авторы (Монар, Песта и др.) не отделяют его от Amphiascus, другие же (Сарс, Герни, Шаппюи) считают его самостоятельным. От Amphiascus он отличается рядом признаков, из которых наиболее характерно редуцированное количество придатков на конечных члениках обеих ветвей плавательных ног. Прочие же признаки, как-то: гладкие задние края сегментов тела, более длинные каудальные ветви, двучленистый придаток задних антенн и отсутствие (у большинства видов) щетинок на первых члениках ветвей $P_2$ — $P_4$ — свойственны и некоторым представителям рода Amphiascus. Благодаря указанным морфологическим признакам, а также различным экологическим условиям обитания (Amphiascus — исключительно морские формы, Schizopera — солоноватоводные и пресноводные), они, несомненно, представляют хорошо обособленную группу. Нет никакого сомнения в том, что род Schizopera произошел от рода Amphiascus и что редукция количества придатков на плавательных ногах есть результат влияния иных условий обитания в солоноватых и пресных водах по сравнению с морскими. Аналогичную картину можно наблюдать и среди других групп Harpacticoida, например, в семействе Ameiridae, где морской род Nitocra, представители которого обитают в морских или высокоминерализованных водах континентальных водоемов, дал пресноводный род Nitocrella, отличающийся от Nitocra сильной редукцией количества придатков на плавательных ногах и даже количества члеников эндоподитов от трех до одного.

В настоящее время известно около 20 видов Schizopera, обитающих в солоноватых и пресных водоемах Старого Света. Наиболее богато видами рода Schizopera представлена фауна центральноафриканских озер, состоящая из девяти видов (Sch. scalaris Sars, Sch. consimilis Sars, Sch. inopinata Sars, Sch. validior Sars, Sch. ungulata Sars, Sch. spinulosa Sars, Sch. fimbriata Sars, Sch. minuticornis Sars, Sch. rotundipes Gurney); из них восемь видов обитают в Танганьике и один — в Виктории-Ньянце (Gurney, 1928; Sars, 1909). Повидимому, богатством видов рода Schizopera отличается и фауна Harpacticoida Каспия. В настоящее время из

Каспия описаны два вида — Sch. neglecta Akatova (Акатова, 1935) и Sch. akatovae sp. n., но кроме того Сарсом (1927) были указаны для Каспия еще четыре вида (Sch. major, Sch. propinqua, Sch. ciliata и Sch. pusilla), которые, однако, остались неописанными. Возможно, какие-либо две из сарсовских форм являются синонимами Sch. neglecta и Sch. akatovae. Таким образом, в Каспийском море уже в настоящее время насчитывается не менее четырех форм, но, несомненно, фауна Schizopera Каспия более богата видами.

Род Schizopera в Каспии является элементом морской третичной фауны. За время длительного существования Каспия в изолированном состоянии одна или несколько форм Schizopera претерпели процесс видообразования и дали значительную группу видов, подобно другим ракообразным Каспия (амфиподы, мизиды, кумацеи). Подобное богатство видами Schizopera, как уже указывалось выше, до сих пор отмечено только в оз. Танганьика и также является результатом бурного процесса видообразования.

Распространение прочих представителей рода более обширно и в настоящее время представляется в следующем виде. Sch. longicaudata Sars известна из солоноватых лагун о-вов Чатам, около Новой Зеландии (Sars, 1905); в континентальных солоноватых водоемах Индонезии обитает Sch. tobae Chappuis (1931), которая на о-ве Целебес дает подвид Sch. tobae woltereckі Chappuis (Brehm u. Chappuis, 1935); Sch. paradoxa (Daday) известна из Киргизии в окрестностях Пржевальска (Daday, 1904) и из южного Поволжья из водоемов около оз. Эльтон (Боруцкий, 1952). Описанный в 1901 г. Дадаем (Боруцкий, 1952; Daday, 1907) Canthocamptus longirostris из Новой Гвинеи, которого сам автор впоследствии идентифицировал с Sch. jugurtha (Bl. et Rich.), повидимому, следует рассматривать или как самостоятельный вид, или вариетет Sch. tobae; также остается спорным систематическое положение отмеченной Дадаем (1907) как Sch. jugurtha формы из пресного водоема у Ват-Себатома в Таиланде; повидимому, это не Sch. jugurtha; последний вид с достоверностью известен из соленых озер Алжира (Blanchard et Richard, 1891) и из манычских водоемов и кубанских лиманов в Предкавказье (Харин, 1939, 1948) и, видимо, свойствен Средиземноморью. Из водоемов о-ва Корфу описан Sch. stephanidesi Pesta (1938). Фауна Западной Европы представлена двумя видами: Sch. compacta de Lint, широко распространенной в опресненных водах Немецкого и Балтийского морей (De Lint, 1922· Schäfer, 1936), и Sch. clandestina (Klie), типичной формы для континентальных солоноватых болот и других водоемов по побережью Балтийского моря (Klie, 1923; Schäfer, 1936); форма, отмеченная Клие (1937) для солоноватых болот на берегу Черного моря в Болгарии как Sch. clandestina, возможно, относится к другому виду рода.

Как видно из перечисленных местонахождений представителей Schizopera, род совершенно отсутствует в Арктике, Антарктике, в Северной и Южной Америке и по азиатскому побережью северной части Тихого океана. Ареал современного распространения рода указывает на его связь с морем Тетис, покрывавшим в мезозойскую эру Южную Европу и Среднюю Азию и сообщавшимся на западе с Атлантическим океаном, а на востоке — с Индийским и Тихим.

### Литература

Акатова Н., 1935. Drei neue Copepoden-Arten aus dem Kaspi-See, Zool. Anz., Bd. III.

Боруцкий Е. В., 1952. Harpacticoida пресных вод СССР, Фауна СССР, Ракообразные, т. III вып. 4.

Харин Н. Н., 1939. Гидробиологический очерк осолоненных приазовских лиманов — Жестерских и Черноериковско-Сладковских, Тр. Новочеркасск. зоовет. ин-та, вып. 5. — 1948. Зоопланктон Манычских водоемов, Уч. зап. Ростовск. гос. ун-та, т. XII.

Blanchard R. et Richard J., 1891. Faune de lacs salés d'Algerie, Mem. Soc. Zool. France, t. 4.
Brehm V. u. Chappuis P. A., 1935. Mitteilungen von der Wallacea-Expedition Woltereck, Mitt. XI, Zool. Anz., Bd. 111.
Chappuis P. A. 1931. Copepoda Harpacticoida der Deutschen limnologischen Sunda-Expedition, Arch. f. Hydrob., Suppl.-Bd. VIII.
Daday E., 1904. Microscopische Süsswassertiere aus Turkestan, Zool. Jahrb. Syst., Bd. 19.— 1907. Untersuchungen über die Copepodenfauna von Hinterindien, Sumatra und Java, Zool. Jahrb. Syst., Bd. 24.
De Lint G., 1922. Cladoceren und Copepoden, Flora und Fauna der Zuidersee.
Gurney R., 1928. Some Copepoda from Tanganyika collected by Mr. S. P. B. Pask, Proc. Zool. Soc., London.
Klie W., 1923 Ueber eine Brackwasserart der Harpacticidengattung Amphiascus, Arch. f. Hydrob., Bd. 14.— 1937. Ostracoden und Harpacticoiden aus brackigen Gewässer an der bulgarischen Küste des Schwarzen Meeres, Mitt. a. d. Königl. Naturwiss. Inst. in Sofia, Bd. X.
Pesta O., 1938. Eine neue Schizopera-Art (Copepoda Harpacticoida) aus Korfu, Zool. Anz., Bd. 121.
Sars G O., 1905. Brackwassercrustaceen von den Chatam-Inseln, Zool. Jahrb. Syst., Bd. 21.— 1909. Report on the Copepoda, Zoological results of the third Tanganyika Expedition, Proc. Zool. Soc., London.— 1927. Notes on the Crustacean fauna of the Caspian Sea, Сб. в честь проф. Н. М. Книповича.
Schäfer H. W., 1936. Harpacticoiden aus dem Brackwasser der Insel Hiddensee, Zool. Jahrb. Syst., Bd. 68.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# ЭКОЛОГИЯ КЛЕЩА IXODES LAGURI LAGURI OL.

**В. П. БОЖЕНКО и С. Ф. ШЕВЧЕНКО**

**Ростовский научно-исследовательский институт Министерства здравоохранения СССР**

Клещ Ixodes laguri laguri впервые найден Оленевым на пеструшке — Lagurus lagurus Pall. (Оленев, 1926). Засухин (1935) при изучении видового состава иксодовых клещей на юге РСФСР обнаружил этого клеща на степном суслике, хомячке, пеструшке и полевке.

Ix. l. laguri (рис. 1 и 2) распространен в Западном Казахстане в Уральском, Сломихинском, Калмыковском районах; в Нижнем Поволжье — ст. Иловайская, Степновском районе; на южной Украине — Аскания-Нова; на Нижнем Дону и в Дагестане (Сердюкова, 1950).

**Показатели численности клеща Ixodes laguri laguri на животных (апрель-декабрь 1951 г.)**

| Животные | Колич. обследованных животных | Показатели численности | | |
|---|---|---|---|---|
| | | встречаемости | интенсивности | обилия |
| Предкавказский хомяк | 201 | 57,0 | 9,5 | 5,4 |
| Серый хомячок | 27 | 58,3 | 10,1 | 5,2 |
| Мелкие мышевидные грызуны | 463 | 3,9 | 2,4 | 0,4 |

На основании работ в полевых условиях (районы, прилегающие к левой стороне р. Дона) было установлено нами, а также и другими исследователями (Кривоносов, 1949; Кривоносов и Яковлев, 1950), что хозяевами-прокормителями всех фаз клеща Ix. l. laguri являются 14 следующих видов мелких млекопитающих: предкавказский хомяк, обыкновенный хомяк, серый хомячок, полевка обыкновенная, мышь лесная, мышь домовая, мышовка северная, мышовка южная, малый суслик, еж ушастый, еж обыкновенный, хорь степной, перевязка и ласка.

Нами (1949—1951) в указанном выше районе и дельте р. Дона было исследовано 5897 мелких млекопитающих, главным образом грызунов, и установлено, что основными хозяевами-прокормителями всех фаз развития указанного клеща являются предкавказский хомяк и серый хомячок. Это положение подтверждается систематическими исследованиями грызунов в 1951 г. (см. таблицу) и данными сборов предыдущих лет.

Не останавливаясь подробно на полевом материале, так как исследованию клещей Ix. l. laguri в условиях природы нами посвящена специальная статья, здесь мы приводим лишь данные по развитию клеща в лабораторных условиях.

Для лабораторных наблюдений за циклом развития клеща использовались бактериологические пробирки, монтированные по методу Поспеловой-Штром (1941). Для проведения опытов, связанных с кормлением различных фаз развития клеща, применялась методика Поспеловой-Штром (1941) и Олсуфьева (1941).

Основной материал (половозрелые клещи) добывался нами главным образом с предкавказского хомяка из района левого берега низовья р. Дона.

Всего под наблюдением было 17 самок, яйцекладка наблюдалась в период от 8 до 22 дней (в среднем 17 дней) с момента насыщения самок.

Рис. 1. Ixodes laguri laguri Ol. Самка

Рис. 2. Ixodes laguri laguri Ol. Самец

Продолжительность кладки яиц колебалась в пределах от 21 до 43 дней, при средней продолжительности в 29 дней.

Яйцекладка обычно заканчивается незадолго до начала вылупления личинок, но может иногда продолжаться и в то время, когда начинается процесс выплода личинок. Количество яиц, отложенных одной самкой, по произведенным подсчетам доходило до 1305 штук. Возможно, что это число может еще больше увеличиваться, так как зависит от степени упитанности самок. Созревание яиц и выплод из них личинок минимально наблюдался через 32 дня с момента яйцекладки, максимально — через 41 день, а в среднем — через 36 дней.

Для созревания яиц требуется высокая влажность. При содержании яиц без увлажнения последние не развиваются.

Самки, закончившие яйцекладку, обычно погибают не сразу, а некоторые из них продолжают довольно долго оставаться живыми. Наиболее короткие сроки гибели самок отмечены нами через 2 дня, максимально самки живут 28 дней, а в среднем они погибали в течение 14 дней с момента окончания кладок. В период откладки яиц самками клеща, с 13 апреля по 3 июня, температура колебалась в пределах от 10,0 до 26,0° и в среднем равнялась 18,4°.

Для наблюдений за личиночной фазой развития было проделано 36 опытов с 611 личинками. Вышедшие из яиц личинки могут уже на третий день быть активными и способны присасываться к белым мышам. Продолжительность активности наблюдалась нами и на 48-й день после выхода личинок из яиц.

Сроки насыщения личинок на белых мышах колебались от 3 до 7 дней. В среднем процесс кормления заканчивался в 4 дня. Недопившие личинки способны повторно присасываться к животному. Напившиеся личинки начинают линять и переходить в фазу нимф в сроки от 16 до 65 дней с момента насыщения; в среднем процесс линьки длится 29 дней.

Необходимо отметить, что в опытах, где имелись хорошо напившиеся личинки, процесс линьки в нимфы происходил недружно. Он колебался от 3 до 43 дней от начала первой линьки до последней, в среднем он равнялся 13 дням.

Наблюдения за личинками производились с 12 мая до 13 августа. Температура колебалась в пределах от 15,0 до 27,0°, при средней в 22,0°.

После линьки личинок нимфы уже через 3 дня могут быть активными и пить кровь белых мышей в течение от 4 до 7 дней; в среднем нимфы насыщаются за 5 суток. Недопившие нимфы способны вторично присасываться к животному, даже спустя 25 дней после первого, неполного питания.

Появление половозрелых фаз из линяющих сытых нимф происходило в период от 27 до 48 дней и в среднем через 35 суток с момента насыщения их на белых мышах.

Все фазы развития клеща (личинки, нимфы и имаго) в первый день после линьки имеют слабо пигментированный хитин, который в последующие 2—3 дня приобретал нормальную окраску.

Как и личинки, нимфы линяют в половозрелых клещей недружно. Мы наблюдали, что сроки от момента линьки первой нимфы в опыте до последней могут колебаться от 5 до 21 дня, а в среднем составляют 9 дней. При наблюдении за нимфами в период с 6 августа по 2 октября температура колебалась от 19,0 до 29,0°, при средней 25,5°

Таким образом, полный жизненный цикл клеща Ix. l. laguri может продолжаться от 96 до 192 дней; в среднем он продолжался, по нашим данным, 132 дня.

Нами установлено наличие диапаузы у нимфальной стадии клеща. В наших опытах нимфы, подкормленные в летний период, осенью все перелиняли в имагинальную фазу. Нимфы же, подкормленные в начале сентября (насыщение в период от 6 до 13 сентября), линяли не все. Только 20% из них перелиняли в вышеуказанные сроки, а 80% не линяли и оставались продолжительное время подвижными. Температура во время опытов колебалась в пределах 20,0—22,0°. Линька нимф, не перелинявших осенью, продолжается весной крайне недружно и через большие промежутки времени.

Состояние диапаузы наблюдалось и у некоторых нимф, собранных весной (апрель) из гнезд предкавказского хомяка. Эти нимфы при содержании их в условиях лаборатории перелиняли в половозрелых клещей только в августе, т. е. спустя 4 месяца.

Таким образом, диапауза у сытых нимф Ix. l. laguri (есть нимфа, которая перелиняла через 10 месяцев 25 дней,— срок не предельный) является, видимо, физиологическим приспособлением к перенесению неблагоприятных условий в природе.

Явления диапаузы для стадий развития известны и у других видов клещей, например Ixodes persulcatus, Dermacentor silvarum, D. nuttali, D. marginatus и т. д. (Сердюкова, 1945). Для Ix. l. laguri состояние диапаузы свойственно не только нимфам, но и другим фазам развития клеща, что установлено нами в природе.

Большое практическое значение имеет длительное голодание отдельных фаз развития клеща. Для некоторых видов этого рода мы имеем указание на значительные сроки голодания. Так, для Ix. ricinus известно, что личинки могут голодать 750 дней, нимфы — 540 и половозрелые формы 810 дней (Nuttal, 1911—1915). У Ix. apronophorus срок

голодания личинок равен 265—287 дням, нимф — 27—405 дням и имагинальной фазы 457 дням (Голов, 1935).

По нашим наблюдениям, личинки Ix. l. laguri в лабораторных условиях голодали до 92 дней, нимфы до 140 дней и половозрелые особи до 425 дней (срок не предельный).

Таким образом, диапауза у нимф Ix. l. laguri и длительные сроки голодания личинок, нимф и имаго дают возможность утверждать, что продолжительность цикла развития этого клеща в природе может быть растянута до двух, а возможно, и более лет. Это обстоятельство имеет большое практическое значение, так как Ix. l. laguri имеет эпидемиологическое и эпизоотологическое значение при некоторых инфекционных заболеваниях.

## Выводы

1. Клещи Ix. l. laguri являются трехходяинными паразитами.
2. Общая продолжительность жизненного цикла клеща Ix. l. laguri в летний период в лабораторных условиях колебалась в пределах от 96 до 192 дней (в среднем равнялась 132 дням).
3. Установлена диапауза у нимф Ix. l. laguri.
4. Отмечены продолжительные сроки голодания для различных фаз развития клеща: для личинок до 92 дней, нимф — 140 и половозрелых форм до 425 дней (срок не предельный).
5. Сроки продолжительности развития отдельных фаз клеща могут колебаться в зависимости от сезона года, связанного с ним явления диапаузы и способности клещей к длительному голоданию. Это дает возможность предполагать, что цикл развития клеща в природе может быть не только одногодичным, но и растянутым на более продолжительное время.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# ЯДОВИТЫЙ ПАУК КАРАКУРТ В ОДЕССЕ

**А. Р. ПРЕНДЕЛЬ**

**Одесский государственный университет**

Ядовитый паук каракурт (Latrodectus tredecimguttatus Rossi), массовое появление которого в последнее время констатировано в Одессе, указан здесь еще 125 лет тому назад. В 1837 г. харьковский профессор Крыницкий дал первое в России описание каракурта, найденного им в 1827 г. в окрестностях Одессы и именно в тех условиях, в которых он встречается теперь[1].

Токсикологическое изучение яда каракурта еще в 1888 г. было произведено профессором Юрьевского (Дерптского) университета Кобертом (Kobert), получившим живой материал по каракурту из степей южного Заднепровья. К этой же местности относятся данные Михеева (1896), описавшего биологию каракурта, клинику его укусов и лечение укушенных людей и животных в Алешках (Цюрупинск, Херсонской обл.).

Исчерпывающую сводку почти всей литературы по каракурту свыше чем за 100 лет (1770—1904) дал в своей монографии о каракурте Россиков (1904). В перечне мест, где в южноукраинских степях найден каракурт, он указывает с. Казацкое на Днепре (близ Берислава), районы Тирасполя и Измаила.

В 1898 г. каракурт был снова найден в Одессе: в коллекции по фауне одесских лиманов, собранной для Бальнеологического общества И. М. Видгальмом, приведен «самый ядовитый на юге России паук — каракурт, нападающий на человека» (Каталог отдела Одесского бальнеологического общества, 1898).

Значительное количество работ по каракурту появилось уже в советское время; из них наиболее полные данные по биологии и токсикологии каракурта содержатся в работах Павловского (1931, 1950) и Мариковского (1947, 1948, 1948а, 1950, 1950а, 1951, 1951а). Сводка литературы по вопросам клиники укусов каракурта дана в работе Компаниец (1947), а по лечению людей и животных — Мариковского (1949, 1950а). Таким образом, каракурт изучен у нас всесторонне и в достаточной степени детально.

При обширности ареала L. tredecimguttatus, охватывающего страны Средиземноморья, Южноукраинские, Приволжские и Прикаспийские степи, Крым, Закавказье, Среднюю Азию, Урал, в пределах своего ареала он, повидимому, образует ряд географических форм, возможно даже подвидов, различающихся в морфологическом отношении.

Морфология подвидов L. tredecimguttatus изучена недостаточно, но в отношении биологии Мариковский среди среднеазиатских популяций каракурта выделяет две группы — северную и южную, отличающиеся друг от друга половым поведением, плодовитостью, заботой о потомств и т. п. Кроме того, каракурт в разных частях своего ареала неоди-

[1] В кратком и точном диагнозе паука, ошибочно определенного как новый вид Latrodectus quinqueguttatus, помимо прочего, сказано: «Одесса, преимущественно близ озера — Большой (Ханджибеевский? — *А. П.*) лиман, между камнями, часто».

наково ядовит: наиболее ядовиты среднеазиатские каракурты, менее — закавказские и средиземноморские (Богачев, 1951). Южноукраинские каракурты не изучены ни в биологическом, ни в токсикологическом отношении, а то, что о них известно, устарело и нуждается в проверке.

За последние пять лет (1947—1952) в Одессе наблюдался ряд случаев укушения людей каракуртом, с типичной картиной мучительного отравления ядом этого паука, причем бо̀льшая часть пострадавших по работе или местожительству была связана с одесскими полями орошения. В августе 1947 г. несколько экземпляров каракурта было собрано здесь на обочинах дренажных канав (энтомологом Одесской малярийной станции, покойной К. С. Чебан). Одесские поля орошения расположены на супесчаной низменности, примыкающей к Хаджибеевскому лиману; именно к этой местности относятся все прежние находки каракурта в Одессе. Здесь, недалеко от лимана, осенью 1952 г. были обнаружены многочисленные гнезда каракурта с пауками и яйцевыми коконами; кроме того, каракурты были найдены близ Одессы на степном плато и на склонах прибрежной морской террасы.

Наши наблюдения за каракуртом в природе продолжались около $2^1/_2$ месяцев, с сентября по конец ноября 1952 г. В подавляющем числе случаев гнезда каракурта были обнаружены на необработанных участках, пустырях, один раз даже в развалинах дома, среди камней. Несколько человек было укушено каракуртом на огородах полей орошения при разборе овощей, причем в одном случае было обнаружено гнездо каракурта на ботве свеклы.

Особенно много гнезд каракурта было найдено нами на прилегающем к Хаджибеевскому лиману супесчаном участке, заросшем полынью, кураем и другой сорной и солончаковой растительностью. Здесь гнезда располагались преимущественно под защитой глыб известняка и остатков строительного мусора. За время исследования здесь на пространстве 0,1 га было найдено около 100 гнезд каракурта. На обследованном участке гнезда распределялись неравномерно, то скучиваясь в одном месте, то далеко друг от друга.

В каждом гнезде было по одной самке каракурта и по 3—4 яйцевых кокона (реже — 2, 5 и 6). Коконы охранялись самками до поздней осени. В ноябре мы уже не находили живых самок в гнездах. В течение всего сентября и в начале октября охранявшие коконы самки были довольно активными: будучи потревоженными, принимали характерную для ядовитых пауков позу угрозы и пытались кусаться, однако после нескольких холодных дней стали вялыми, пассивными, поджимали лапки, не сопротивлялись. В каждом яйцевом коконе было от 140 до 360 яичек или уже вылупившихся из яиц молодых паучков. В середине сентября в коконах содержались главным образом яички, позже — исключительно молодые паучки. В гнездах без самок яйцевые коконы часто бывали продырявленными и опустошенными хищными насекомыми.

В начале осени (в сентябре) гнезда каракурта состояли из рыхлых нитей паутины с прилипшими к ней насекомыми — остатками пищи паука: прямокрылыми, мелкими жуками — карабидами, навозниками и др. В октября и позже стенки гнезд были густо заплетены паутиной, к которой были прикреплены сухие былинки, растительные остатки, кусочки битой ракуши, обильной в этом районе, и т. п.; таким образом, гнезда были утеплены и приспособлены самкой для ее пребывания в них до холодов.

Из наших наблюдений мы считаем наиболее существенными следующие.

1. Обнаруженные в окрестностях Одессы каракурты сравнительно мало плодовиты — в среднем 4 кокона, максимум — 6, в то время как в Узбекистане, по данным ряда авторов, количество коконов в гнезде может доходить до 12.

2. Самки каракурта осенью утепляют гнездо и остаются в нем, охраняя коконы, до поздней осени. Указанные особенности биологии самок наших каракуртов приближают их к северной группе каракурта, установленной Мариковским для Казахстана.

При скрытом образе жизни каракурта и при разбросанности его гнезд активная борьба с ним путем механического или химического уничтожения паука и его коконов встречает большие затруднения. Поэтому большое значение приобретают предохранительные меры против укуса паука: осторожность при разборке овощей руками, выбор места ночлега или отдыха, спанье под пологом, и т. п. Надо принять во внимание, что укусы каракурта обыкновенно происходят при случайном придавлении паука или прикосновении к нему в его гнезде, так как сам паук на человека никогда не нападает.

Наиболее эффективным способом борьбы с каракуртом оказался бы биологический метод при помощи его естественных врагов (паразитических перепончатокрылых, главным образом наездников), значение которых в истреблении каракуртов показано Россиковым (1904) и Мариковским (1948б).

Наблюдения над образом жизни и распределением каракурта свидетельствуют о том, что этот паук — обитатель неосвоенной местности, и его обилие поэтому с развитием культурного ландшафта должно свестись к минимуму.

### Литература


Богачев А. В. 1951. Arachnida. Araneina. Животный мир Азербайджана, АН Азерб. ССР.

Земледельческая газета, 1877, № 29.

Каталог отдела Одесского бальнеологического об-ва на выставке I Всероссийского съезда по климатологии, гидрологии и бальнеологии, 1898. Одесса.

Компаниец Е. М., 1947. К вопросу о клинической картине интоксикации при укусе кара-курта, Вестн. АН Каз. ССР, IV, 8(29).

Крыницкий И., 1837. Arachnologiae rossicae decas prima, Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou, Nr. 5.

Мариковский П. И., 1947. Ядовитый паук кара-курт, АН Каз. ССР.— 1948. О ядовитости тарантула Lycosa singoriensis (Laxmann) 1770. Изв. АН Каз. ССР, № 44, вып. 6.— 1948а. Значение ядовитого паука каракурта Latrodectus tredecimguttatus в ветеринарии, Ветеринария, № 8.— 1948б. Биология наездника Gelis marikowskii, Изв. АН Каз. ССР, сер. зоол., вып. 8.— 1949. Лечение укусов ядовитого паука каракурта. Изв АН Каз. ССР, вып. 7.— 1950. Массовое размножение ядовитого паука каракурта Latrodectus tredecimguttatus (Rossi), II экол. конф., ч. 1, Киев.— 1950а. Ядовитые пауки — тарантул Lycosa singoriensis (Laxmann) 1770 и каракурт Latrodectus tredecimguttatus (Rossi) 1790, Автореф. докт. дисс., Зоол. ин-т АН СССР, Алма-Ата.— 1951. Ядовитые пауки тарантул и каракурт, АН Каз. ССР.— 1951а. О некоторых особенностях биологии ядовитого паука каракурта на северных границах ареала, ДАН, LXXVI, 1.

Михеев Р., 1896. Черный паук, Сел. хоз-во и лесоводство, CLXXXI, № 1.

Мочульский В., 1849. Note sur deux araignées venimeuses de la Russie méridionale, Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou, XXII, Nr. 1.

Павловский Е. Н. 1931. Ядовитые животные СССР, Госмедиздат, М.— Л.— 1950 Ядовитые животные Средней Азии, Тадж. фил. АН СССР, Н.-попул. библ., № 1.

Россиков К. Н., 1904. Ядовитый паук кара-курт, Тр. Бюро по энтомол., V, 2.

Шатилов И. Н., 1866. О пауке, доставленном из Крыма, Изв. об-ва любит. естествозн., т. I.

Шнитников Б. П., 1934. Животный мир Казахстана, ч. 1.

Щербина А. М., 1903. Сыворотка как лечебное средство при укусе каракурта, Тр. Бюро по энтомол., IV, 4.

Kobert, 1888—89. Über die giftigen Spinnen Russlands, Biolog. Ztrbl., VIII, Nr. 9, 24.

Köppen Fr. Th., 1881. Über einige in Russland vorkommende giftige und vermeintlich giftige Spinnen, Beiträge zur Kenntnis des russischen Reiches, Bd. IV, St. Petersburg.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# НОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ КОМАРОВ В ПРИРОДЕ И ЕЕ ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

А. С. МОНЧАДСКИЙ

Зоологический институт Академии наук СССР

## Введение

Каждый на собственном опыте испытал, что комары и в природе, и в помещениях нападают преимущественно в течение темного периода суток. В это время резко возрастает их значение как кровососов и переносчиков. Если общее количество комаров, нападавших на человека в течение круглых суток в дельте Волги летом 1950 г. (по данным нашей работы с учетным колоколом), разбить на две группы (табл. 1) — с 6 до 18 и с 18 до 6 час., то оказывается, что в светлый период суток за 166 стандартных пятиминутных учетов напало 1878 комаров, т. е. в среднем 11,3 комара на 1 учет, тогда как в темный период суток их напало за 338 учетов 16 568, т. е. в среднем 50,5 комара на 1 учет.

Таблица 1

**Распределение нападений комаров на человека в природе между светлым и темным периодами суток**

(Дельта Волги, 1950 г.)

| Виды комаров | С 6 до 18 час. (166 учетов) | | | С 18 до 6 час. (338 учетов) | | | Всего |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Общее количество | Среднее на 1 учет | | Общее количество | Среднее на 1 учет | | |
| | | абс. | % | | абс. | % | |
| An. hyrcanus | 127 | 0,77 | 2,9 | 8642 | 25,57 | 97,1 | 8769 |
| An. maculipennis | 4 | 0,02 | 1,5 | 448 | 1,32 | 98,5 | 452 |
| Aëdes vexans | 1691 | 10,18 | 31,9 | 7228 | 21,38 | 68,1 | 8919 |
| Aë. caspius | 53 | 0,32 | 31,4 | 238 | 0,70 | 68,6 | 291 |
| Прочие виды | 3 | 0,02 | — | 12 | 0,03 | — | 15 |
| Всего | 1878 | 11,31 | 18,3 | 16568 | 50,50 | 81,7 | 18446 |

В табл. 1 данные по отдельным видам показывают, что у малярийных комаров — Anopheles hyrcanus и An. maculipennis — эта особенность выражена значительно сильнее, чем у немалярийных. Резче же всего она выражена у наиболее опасного переносчика малярии — обыкновенного малярийного комара, нападающего в открытой природе в значительно

меньшей степени, чем в помещениях. Поэтому неудивительно, что изучению изменений численности нападения комаров в течение ночного периода суток как у нас, так и за рубежом уделялось большое, а часто и преимущественное внимание.

Приведем наиболее типичные из зарубежных исследований. Мюйрхед-Томсон (Muirhead-Thomson, 1941) в Ассаме первый попытался более детально изучить ночную активность малярийных комаров. Он вылавливал An. minimus в туземных незасетченных помещениях в 22 часа и в 4 ч. 30 м. и получил полное отсутствие среди них напитавшихся самок в первую половину ночи и относительно большое их число — во вторую. Повторные сборы, проведенные перед полуночью и в 9—10 час., показали, что во вторую половину ночи сосало 90% всех пойманных напитавшихся самок.

Висванатхан, Рао и Рао (Viswanathan, Rao a. Rao, 1944) в Индии, в палатке, в которой ночевали в виде приманки защищенные пологами люди, производили сборы An. fluviatilis и нашли, что 71% самок залетает в первую четверть ночи, 19% — во вторую, 7% — в третью и только 3% — в последнюю. В противоположность этим данным, Синг и Бадри (Sing a. Badri, 1952) приходят к выводу, что большинство самок An. fluviatilis залетает в помещения во второй и третьей четверти ночи. К этому же периоду приурочен и максимум их нападения. Таким образом, середина ночи, по этим авторам, является эпидемиологически наиболее опасным периодом.

Различные результаты в двух последних цитированных работах объясняются не столько различиями в методике, в ряде случаев не позволяющими сравнивать данные авторов, сколько одной общей чертой, свойственной всем без исключения подобного рода исследованиям зарубежных авторов. Эта черта — изучение биологических явлений у комаров в полном отрыве от условий внешней среды, в которой протекают эти явления. Действительно, ни в одном из цитированных, ни в ряде не упомянутых здесь аналогичных исследований мы не найдем параллельного изучения микроклиматических факторов (температуры, освещения, ветра, влажности и т. п.), своим совокупным воздействием изменяющих количественную, а в случаях их крайних значений — и качественную сторону изучаемого явления. Естественно, что такое изолированное от условий внешней среды и микроклимата помещений изучение ночного залета комаров и нападения их на человека исключает возможность обобщения и причинного анализа исследуемого вопроса и заставляет ограничиваться простой регистрацией различных вариантов этого явления.

Исследования ночного поведения комаров в Африке и в некоторых других тропических странах, хотя и проводившиеся более систематично и стоявшие несколько выше в методическом отношении, чем работы в Индии и Малайе, грешат тем же основным недостатком. Таковы, например, наиболее крупные многолетние исследования переносчиков желтой лихорадки Бейтса (Bates, 1944) в Бразилии, Хеддау (Haddow, 1945 и 1945а) и Хеддау, Джиллета и Хайтона (Haddow, Gillet a. Highton, 1947), детально разобранные нами в одной из предыдущих работ (Мончадский, 1950, стр. 124—126). Относительно полная сводка исследований поведения малярийных комаров в тропиках дана в книге Мюйрхед-Томсона (1941), в которой вопросам ночной активности посвящена особая глава.

Однако и в этих работах исследование факторов окружающей среды проводилось преимущественно в метеобудке, в отрыве от конкретных наблюдений и сроков учетов, а иногда даже и в другие периоды сезона. Поэтому авторы, получая данные для общей характеристики микроклимата места работы, не имели возможности сопоставить их с особенностями поведения комаров и выяснить зависимость последнего от факторов внешней среды. Отсюда вытекает и заключение авторов о необходимости для выяснения этой зависимости или проведения в будущем специальных экспериментальных исследований (Bates, 1944), или дальнейшего значительного накопления полевых наблюдений (Haddow, Gillet a. Highton, 1947).

В советской литературе положение существенно иное. При исследованиях активности нападения комаров на человека в природе подавляющее большинство авторов пользовалось единой стандартной методикой — учетным колоколом (Мончадский и Радзивиловская, 1939 и 1948; Мончадский, 1952), что обеспечивало сравнимость получаемых данных. Все авторы исследовали активность нападения комаров в неразрывном единстве с окружающими условиями, измеряя одновременно с учетами температуру, относительную влажность воздуха, скорость ветра, силу света (не во всех работах), облачность и атмосферное давление (Благовещенский, Брегетова и Мончадский, 1943; Чагин, 1945 и 1948; Чинаев, 1945; Брегетова, 1946; Крохина, 1946; Мончадский, 1946, 1946а и 1950; Нецкий, 1952). Такая постановка исследований позволила в значительной степени выяснить влияние как отдельных факторов, так и их совокупности на нападение комаров в природе на человека и на этой основе проанализировать суточный ритм их активности, в частности ход ночного лёта и нападения. В отношении ночного нападения комаров в помещениях систематические данные в отечественной литературе отсутствуют, при наличии весьма детальных образцовых исследований дневок комаров и их микроклимата, выполненных В. Н. Беклемишевым и его сотрудниками.

Несмотря на значительную степень изученности, в вопросе о ходе ночной активности комаров существует еще ряд неясностей, явившихся причиной появления настоящей работы.

## Ночная активность комаров и условия внешней среды

Причинный анализ схемы ночного нападения комаров в природных условиях в различных ее конкретных частных выражениях представляет значительные трудности вследствие сложности и изменчивости всей совокупности факторов внешней среды. Их значения изменяются одновременно, но далеко не всегда адэкватно изменениям численности нападающих кровососов. Поэтому прежде всего необходимо установить, какие из внешних факторов (и при каких их значениях) являются необходимыми условиями для ночного активного лёта и нападения комаров, т. е. определяют качественную сторону явления; какие из них оказывают влияние на изменение численности нападения, т. е. определяют количественную сторону явления; и, наконец, какие служат только нейтральным фоном, на котором оно осуществляется. Такой анализ может явиться весьма поучительным примером постепенного развития познания конкретного биологического явления как небольшого шага вперед на пути к познанию окружающего нас объективного мира, в данном случае — в целях использования этого знания для рационализации мероприятий по индивидуальной и коллективной защите людей от нападения летающих кровососов и переносчиков в природе и в помещениях.

В течение дня, в связи с высокой температурой, сильным освещением и низкой относительной влажностью, комары скрываются в местах их дневок, в разного рода укрытиях в траве, кустарнике, где они защищены от прямых солнечных лучей и ветра, где относительная влажность выше, а температура ниже. В это время голодные самки активно не летают в поисках добычи. Нападение происходит только, когда человек или животное окажется в непосредственной близости от места их дневки. Появление людей или животных оказывает мощное воздействие на голодных самок, которое снимает угнетающее их лётную активность влияние сильного освещения и высокой температуры. Они взлетают и начинают нападать. Однако переход к полету и нападению носит чисто локальный характер и охватывает только ту небольшую часть комаров, которая находилась в сфере действия исходящих от объекта кровососания раздражителей. Если он будет неподвижен и будет ловить всех нападающих на него комаров, то через некоторое время все они будут выловлены и нападение прекратится. Если он будет двигаться, то все большее и большее количество голодных комаров будет «вспугиваться» и переходить к нападению.

Вечером, по мере приближения солнца к горизонту, поведение голодных самок резко меняется. Они переходят к активным поискам добычи.

На основании перечисленных выше исследований советских авторов, обычная схема хода ночной активности нападения комаров на человека в природе состоит из трех, достаточно четко разграниченных этапов: вечернего максимума, приуроченного ко времени от начала захода солнца до наступления полной темноты, ночного периода низкой численности нападающих комаров, длящегося в течение всей ночи, и утреннего максимума, начинающегося с первыми проблесками рассвета и кончающегося при восходе солнца постепенным переходом к дневному минимуму активности. В зависимости от видовых особенностей, температуры, ветра и других факторов эта схема может претерпевать некоторые изменения, касающиеся сроков наступления и окончания вечернего и утреннего максимумов и их относительной высоты, но с неизменным сохранением упомянутых характерных особенностей, если низкие температуры, а на севере — выпадение росы и туман не прекращают полностью или на некоторое время лёт и нападение комаров, вследствие чего или один из максимумов (чаще утренний) или оба остаются невыраженными.

Вечерний максимум лёта и нападения комаров вызывается стимулирующим действием на них относительно быстрой смены яркого днев-

ного освещения, угнетающего их активность (Мончадский, 1946, 1946а и 1950), на сумеречное. Наивысшей точки этот максимум достигает перед наступлением полной темноты.

Подтверждением наличия такого стимулирующего воздействия быстрого наступления сумеречного освещения служат наблюдения за поведением комаров и других кровососущих двукрылых во время солнечного затмения. Гуцевич (1936) наблюдал 19 июня 1936 г. в Забайкалье значительное усиление лёта и нападения комаров с началом потемнения. Во время максимальной фазы, когда было закрыто 0,94 диска, нападение численно было в полтора раза больше, чем до и после затмения.

В. Б. Дубинин любезно передал мне свои данные по изменению численности нападения комаров во время солнечного затмения 19 июня 1936 г., полученные им на Дамчикском участке Астраханского государственного заповедника. Отдельные учеты проводились при помощи энтомологического сачка (по 50 взмахов на каждый учет). Результаты наблюдений приведены в табл. 2.

Таблица 2

**Изменения численности нападения комаров на человека во время солнечного затмения 19 июня 1936 г.**

(Наблюдения В. Б. Дубинина в Астраханском государственном заповеднике)

| Время суток (гражд.) | Температура воздуха в °С | Количество комаров | | | | | Примечания |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | An. maculipennis | An. hyrcanus | Aë. vexans | Прочие виды | Всего | |
| 4.00 | 14,3 | 12 | 35 | 62 | 11 | 120 | |
| 4.30 | 14,7 | 7 | 23 | 32 | 21 | 83 | |
| 5.00 | 15,5 | 5 | 12 | 22 | 21 | 60 | |
| 5.30 | 16,5 | 3 | 10 | 23 | 9 | 45 | |
| 6.00 | 16,0 | 4 | 8 | 32 | 6 | 50 | |
| 6.15 | 15,3 | 6 | 10 | 24 | 8 | 48 | Начало затмения |
| 6.30 | 14,1 | 7 | 15 | 33 | 18 | 73 | |
| 7.00 | 12,5 | 20 | 26 | 43 | 23 | 112 | |
| 7.15 | 11,0 | 24 | 31 | 64 | 57 | 176 | Полная фаза |
| 7.30 | 11,2 | 37 | 46 | 83 | 65 | 231 | Начало открывания диска солнца |
| 7.45 | 12,0 | 17 | 33 | 61 | 45 | 156 | |
| 8.00 | 13,0 | 9 | 22 | 53 | 28 | 112 | |
| 8.15 | 14,2 | 3 | 7 | 26 | 15 | 51 | |
| 8.30 | 15,5 | 2 | 5 | 15 | 12 | 34 | |
| 8.45 | 17,8 | 1 | 2 | 9 | 6 | 18 | Конец затмения |
| 9.00 | 20,9 | 0 | 1 | 3 | 3 | 7 | |
| 9.30 | 22,5 | 0 | 0 | 4 | 5 | 9 | |

Из таблицы видно, что после восхода солнца началось обычное снижение утреннего максимума нападения комаров, продолжавшееся до начала затмения, когда вследствие быстрого ослабления освещения нападение опять стало возрастать, достигнув максимума во время полной фазы и к началу открывания солнечного диска, после чего численность комаров опять стала быстро падать. Учеты, проведенные В. Б. Дубининым на следующий день в те же часы, показали нормальное уменьшение численности нападения комаров начиная с 4 час.

Происходящее вслед за вечерним максимумом снижение численности, обычно приуроченное к наступлению полной темноты, объяснялось двумя причинами. Первой из них было вечернее понижение температуры, оказывающее угнетающее действие на активность комаров.

Это объяснение было справедливо, когда вечерние и ночные температуры выходили за пределы оптимальной зоны и приближались к нижнему

температурному пределу активности. Примеры этого можно найти в наших работах (1946, 1946а и 1950) и в работах других цитированных выше авторов. При таком объяснении, однако, оставались непонятными причины далеко не редких случаев ночного снижения численности нападающих комаров в теплые ночи, когда температура не опускалась за пределы зоны оптимума. Предполагалось, что в таких случаях самый факт сравнительно быстрого вечернего падения температуры, его градиент, может оказывать угнетающее активность влияние. Но фактические данные не всегда подтверждали это предположение. Поэтому в качестве другой возможной причины снижения численности нападения комаров после вечернего максимума предполагалась следующая: быстрое ослабление яркого дневного освещения до сумеречного и последующий переход к полной темноте как стимуляторы вечерней активности комаров являются для них раздражителем хотя и ежедневно повторяющегося, но однократного действия. Поэтому вызванный эффект — интенсивный лёт — должен через некоторое время ослабнуть или даже прекратиться, притом тем быстрее, чем сильнее отклоняются от оптимума другие факторы. Однако в ряде случаев такого соответствия не наблюдалось и снижение наступало только около полуночи или после снижения нападение снова усиливалось.

Наконец, предположение, что уменьшение численности нападения обусловлено удовлетворением большей части голодных самок, успевших к этому времени насосаться крови, опровергалось фактическим наличием в месте наблюдения как большого числа ранее не питавшихся самок, так и неизменно высокого утреннего максимума нападения.

Аналогичная картина наблюдалась и с утренним максимумом. Если нормально подъем численности нападения начинался с первыми проблесками рассвета и достигал наивысшей интенсивности перед восходом солнца, то во многих случаях его начало отодвигалось на более ранние часы, чего нельзя было объяснить действием температуры или других факторов. Более позднее начало утреннего максимума или его отсутствие, частое весной и осенью, как правило, всегда естественно объяснялось утренними понижениями температуры, выпадением росы или инея и т. п. (Мончадский, 1950). Окончание утреннего максимума лёта всегда связано с угнетающим действием сильного освещения на фоне поднимающейся температуры.

Необходимо было искать объяснения всех упомянутых случаев отклонения ночной активности нападения комаров от типичной кривой. Число таких случаев, по мере накопления материалов, увеличивалось, особенно в 1950 и 1951 гг. во время работы в дельте Волги. Анализ и специальные наблюдения позволили не только найти простое и естественное объяснение этих отклонений, но и понять теснейшую зависимость кривой ночной активности комаров от внешних факторов. Причина изменений заключалась в действии на комаров лунного света. Влияние луны на разных ее фазах на лёт комаров ранее нами отрицалось (Мончадский, 1946, 1946а и 1950) вследствие отсутствия у нас достаточно убедительных данных. К этому выводу по тем же причинам приходили и другие авторы (Брегетова, 1946; Крохина, 1946, и др.). Теперь, забегая немного вперед, можно объяснить и причину отсутствия данных. В Джиликуле в 1942 г. рабочая площадка помещалась в тени густых зарослей джиды и тополя и не освещалась луной (Благовещенский, Брегетова и Мончадский, 1943). В Кировабаде в 1943 г. места учета тоже были затенены. На севере влияние луны уловить было невозможно вследствие краткости периода темноты даже в середине августа (Мончадский, 1950). В остальных местах работы численность нападающих комаров была недостаточно высока, чтобы можно было с уверенностью трактовать наблюдавшиеся отклонения как результат воздействия лунного света, а не как изменчивость численности под влиянием случайных причин. Только в дельте Волги большая численность комаров и открытая для луны с юго-запада, севера, северо-востока и во-

стока площадка позволили выявить реальное существование такой зависимости.

Прежде чем перейти к анализу особенностей воздействия лунного света на комаров, необходимо выяснить, чем руководствуются они при активных поисках добычи.

В настоящее время можно считать твердо установленным, что у летающих кровососущих двукрылых зрение играет важную роль в отыскании объекта их нападения. Исследования Кеннеди (Kennedy, 1940), лабораторные опыты Сиппел и Брауна (Sippell a. Brown, 1935) и, особенно, полевые исследования и наблюдения Бреева (1950 и 1951) с исчерпывающей очевидностью показали, что в период активного лёта все кровососущие двукрылые в поисках объекта нападения в первую очередь руководствуются зрением. Ориентируясь на сравнительно далеком для них расстоянии (не менее 5 м), они летят на всякий предмет, выделяющийся как цветовое пятно на общем фоне окружающего ландшафта. При этом величина предмета не должна быть настолько большой, чтобы превращать сам предмет в такой фон. Форма его тоже, повидимому, играет некоторую роль. Так, Бреев (1950) приходит к выводу, что горизонтально протяженные предметы, особенно имеющие градиент светотени от светлого сверху до темного снизу, являются наиболее привлекательными. По нашим наблюдениям, протяженные вертикально и выделяющиеся на общем фоне местности предметы равным образом привлекают к себе летающих комаров, мошек и слепней. Движущиеся предметы, как лучше заметные при прочих равных условиях, естественно, являются более привлекательными, чем неподвижные.

Именно зрительным восприятием можно объяснить общеизвестный факт преимущественного нападения комаров, мошек и слепней в дневное время на животных темной масти и на людей, одетых в темную одежду, а в ночное время, наоборот, на светло окрашенные предметы. Этой же способностью объясняется многократно наблюдавшийся Бреевым (1950, табл. 4) факт в среднем одинакового по численности нападения летающих кровососов на живого оленя и на его макет при коротких экспозициях, исключающих возможность накапливания насекомых на живом объекте. На этом же основано эффективное действие ловушки Скуфьина (1951), пригодной не только для слепней, но, по нашим наблюдениям, и для мошек.

Таким образом, зрительные восприятия определяют возможность отыскания объекта кровососания на дальнем расстоянии при активном лёте комаров, мошек и слепней. Только в непосредственной близости от объекта, а для мошек — при посадке, включаются другие рецепторы, воспринимающие химические, термические и другие воздействия. Большое число зарубежных исследований, посвященных факторам, привлекающим комаров (излучаемое тепло, углекислота или другие выделения организма, водяные пары, окраска, физическая структура поверхности и т. д.), проводилось в лабораторных и в полевых условиях и касалось преимущественно вопросов привлекаемости на близких расстояниях.

Исходя из сказанного выше, активный лёт самок в период вечернего максимума нападения, вызванный стимулирующим активность комаров ослаблением освещения, является относительно ориентированным, особенно в безветренную погоду или при слабом ветре. Самки в поисках объекта кровососания летят, руководствуясь зрительными восприятиями, на всякий предмет, выделяющийся на общем фоне местности. Комары, попав в непосредственное окружение такого предмета, при наличии исходящих от него раздражений, действующих на их термо-, хемо- и другие рецепторы, начинают накапливаться на нем. При отсутствии таких раздражений они быстро его покидают.

С наступлением полной темноты ориентирующая роль зрения полностью выключается. Комары, продолжая активные поиски добычи, напа-

дают на объект кровососания только тогда, когда он случайно оказывается на пути их лёта или в непосредственном от него соседстве. Это резко уменьшает шансы встречи комара с объектом нападения и вызывает быстрое снижение численности нападающих комаров с наступлением полной темноты. Лёт их при этом численно может и не уменьшаться, если другие факторы, определяющие его количественную сторону (температура, ветер), не выходят за пределы оптимума. Так продолжается до начала рассвета.

В лунную ночь выключения зрения не происходит и комары имеют возможность ориентированно лететь на выделяющиеся на общем фоне предметы. В период ночи, когда светит луна, нападение резко усиливается, численно соответствуя среднему уровню вечернего максимума нападения. Примерное представление об увеличении численности ночного нападения самок Aё. vexans при свете луны по сравнению с безлунными ночами дают следующие материалы. В течение двух-трех первых пятиминутных учетов (общим числом 20 учетов), проведенных после начала освещения луной места работы, в июне и июле 1951 г. в дельте Волги было поймано 1588 нападающих самок. В те же дни за равное число учетов в темноте, непосредственно предшествовавших началу освещения местности луной, напало всего 285 самок Aё. vexans, т. е. нападение было в 5,5 раз меньше. Среднее число комаров на 1 учет в темноте было 14, а при лунном освещении — 79. Приведем несколько конкретных примеров влияния лунного освещения на изменения численности ночного нападения комаров в дельте Волги.

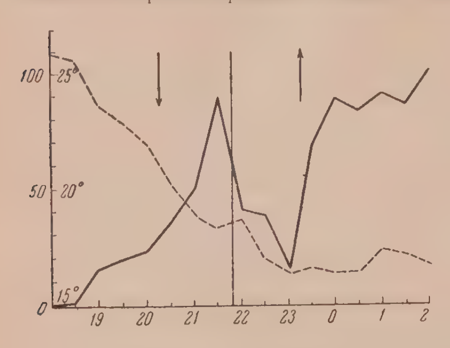



**Рис. 1. Изменения численности нападения Aё. vexans в ночь с 22 на 23 июня 1951 г. в дельте Волги, полученные при помощи учетного колокола**

На горизонтальной оси — часы суток; на вертикальной оси; слева — численность комаров (сплошная жирная линия), справа — температура (прерывистая линия); стрелка вниз — время захода солнца; вертикальная линия — время наступления полной темноты; стрелка вверх — начало освещения восходящей луной учетной площадки

В безветренную и безоблачную ночь с 22 по 23 июня 1951 г. (рис. 1) луна была в середине третьей четверти и взошла после 23 час.[1] Вечернее нападение Aё. vexans началось в 19 час. при температуре около 24°. Постепенно усиливаясь, особенно после захода солнца (20 ч. 15 м.), оно достигло максимума в 21 ч. 30 м., перед наступлением полной темноты (21 ч. 45 м.), после чего началось быстрое снижение числа нападающих комаров, достигшее минимума к 23 час. (температура около 17°). В это время начался восход луны, и в 23 ч. 30 м. нападение комаров резко усилилось, а к полуночи достигло величины вечернего максимума. С небольшими колебаниями оно держалось на этом уровне до наступившего на рассвете утреннего максимума.

Особенно демонстративно выступила зависимость ночного нападения от лунного освещения несколькими днями раньше, в безветренную ночь с 18 на 19 июня 1951 г. во время полнолуния (рис. 2). Ночь отличалась переменной облачностью. Заметное нападение Aё. vexans началось после 19 час. и достигло максимума в 21 час, минут через 20 после захода солнца. Максимум нападения менее световыносливых An. hyrcanus наступил на полчаса позднее. Так как луна уже была достаточно высоко над горизонтом, полная темнота не наступила, и вечерний максимум нападения продолжался до 22 ч. 30 м. Около 23 час. луна скрылась за облаками (облачность 9), вследствие чего нападение резко уменьшилось. К полу

[1] Здесь и везде дальше часы указываются по местному времени.

ночь облачность разрядилась, а в 1 час луна опять освещала местность, и нападение обоих видов дошло до уровня вечернего максимума. Около 2 час. луна опять скрылась за облаками (облачность 3) и нападение опять резко уменьшилось. До конца ночи нападение значительно не усиливалось, так как луна уже приближалась к горизонту, а рабочая площадка была затенена от нее деревом. В 3 часа наблюдался небольшой подъем численности нападения Aё. vexans, а в 3 ч. 30 м., с началом рассвета, начался утренний максимум нападения, более ранний у An. hyrcanus, за час до восхода солнца — и у Aё. vexans. Небольшая высота утреннего максимума объясняется действием начавшегося слабого ветра (от 0,2 до 0,88 м/сек), влияние которого сказывалось на лёте комаров сильнее,

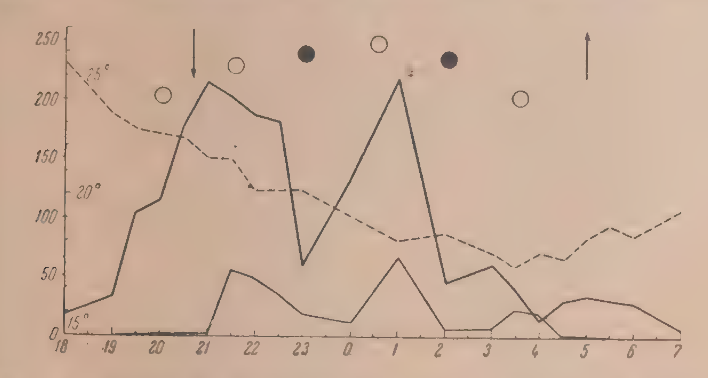



Рис. 2. Изменения численности нападения комаров Aё. vexans (жирная сплошная линия) и An. hyrcanus (тонкая сплошная линия) в ночь с 18 на 19 июня 1951 г. в дельте Волги, полученные при помощи учетного колокола

На горизонтальной оси — часы суток; на вертикальной оси: слева — численность комаров, справа — температура (прерывистая линия); стрелки вниз и вверх — время захода и восхода солнца; светлый кружок — светящая луна; темный — луна, скрытая плотными облаками

чем обычно, вследствие очень длительной активности комаров в течение ночи.

Приведенные примеры, число которых можно было бы увеличить, достаточно четко иллюстрируют зависимость ночной активности комаров от света луны и резких колебаний численности нападения от изменений интенсивности освещения. Свет луны во время полнолуния по интенсивности в среднем не превышает 0,25 люкса, к середине второй и третьей четверти ослабевает до 0,1 люкса и к новолунию падает до 0,005 люкса (Шаронов, 1945, табл. 19).

На основании изложенного можно дать схему регулярных периодических изменений суточного ритма ночного лёта и нападения комаров в природе в течение лунного месяца (рис. 3). При этом необходимо особо подчеркнуть, что эта схема реально может осуществиться лишь в тех случаях, когда условия погоды не будут оказывать угнетающего влияния на активность комаров. В противном случае она будет осуществляться только частично. Безоблачная и безветренная погода, когда температура не выходит за нижнюю границу зоны оптимума, а относительная влажность на рассвете (в условиях засушливого климата) не достигает 100%, или (в условиях более влажного климата) хотя и достигает 100%, но без выпадения росы, — вот необходимые условия, при которых эта схема будет в природе осуществлена полностью. Такие условия чаще всего мы встречаем в пустынной, полупустынной и степной зонах Союза ССР (например, в Средней Азии) и значительно реже — в более северных районах нашей страны.

Наличие сплошной или переменной облачности снижает освещ ность луной во много раз. Представление об этом можно получить табл. 21—24 уже цитированного сборника под редакцией В. В. Шароно (1945). При сплошной низкой облачности во время полнолуния при в соком стоянии луны на небе освещенность не превышает 0,05 люкса. П такой слабой освещенности общая видимость предметов еще сохраняет и ориентированный лёт комаров еще возможен. В другие фазы, особен в первую и четвертую, практически бу полная темнота. Наличие ветра весь сильно снижает нападение. При этом сн жение будет меньшим, если другие фак ры, особенно температура, не выходят пределы оптимальных значений. Темпер тура в ночной период суток всегда ни чем днем. Поэтому практически случа угнетающего влияния высоких температ в ночной период не наблюдается. Име место угнетающее активность действ низких температур, особенно весной осенью. Оно сказывается преимуществе но на рассвете и выражается в снижен нападения во вторую половину ночи и даже в отсутствии утреннего его максим ма. Более подробные данные по этим в просам можно найти в ряде работ по а тивности нападения комаров в приро (Брегетова, 1946; Чагин, 1945 и 1948, др.). Таким образом, схема, приведенн на рис. 3, в конкретных погодных услов ях неизбежно будет видоизменяться п влиянием температуры, высокой влажн сти (при выпадении росы), ветра, обла ности, местного затенения и, возможн других, еще не выявленных факторов. Э схема настолько проста, что не нуждает в особых пояснениях в тексте. Следу только иметь в виду, что общая числе ность нападающих комаров находится полном соответствии с численностью поп ляции голодных самок каждого вида, им ющихся в данный момент в природе. П этому при неизменном сохранении закон мерности изменений ночного ритма нападения количественный уровен выражающей его кривой будет соответственно меняться.

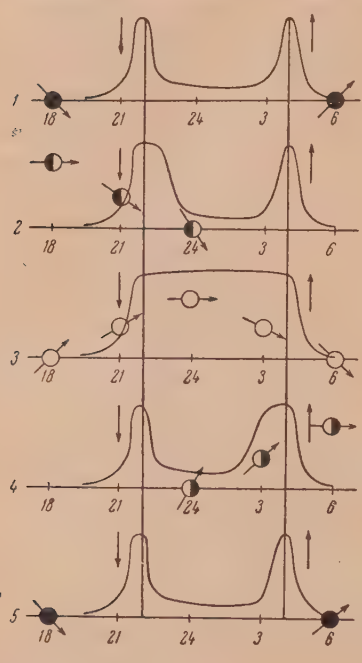



**Рис. 3. Схема изменений кривой ночного нападения комаров в природе в зависимости от фаз луны**

*1* — новолуние; *2* — конец первой четверти; *3* — полнолуние *4* — конец третьей четверти; *5* — новолуние. На горизонтальной оси — часы суток; стрелки вниз и вверх — время захода и восхода солнца; вертикальные линии ограничивают период полной темноты; кружками со стрелками обозначено положение луны

Таким образом, во время новолуния кривая ночного нападения ком ров в природе имеет два максимума: вечерний — между заходом солнц и наступлением полной темноты — и утренний — от начала рассвета д восхода солнца; между этими максимумами в течение всего период полной темноты численность нападения сильно снижается. Длительнос обоих максимумов зависит от длительности вечернего и утреннего сум речных периодов, что, в свою очередь, зависит от широты местности периода сезона. Чем выше широта и чем ближе день наблюдений к п риоду летнего солнцестояния (22 июня), тем дольше длятся оба макс мума.

По мере прибывания луны, с конца первой четверти, когда она вечера начинает светить достаточно интенсивно, вечерний максимум пр должается все дольше и оканчивается к началу ее захода. Соответстве но период ночного минимума нападения все укорачивается и передв

ается на более поздние часы, а сроки утреннего максимума изменений не претерпевают.

Во время полнолуния нападение при благоприятных условиях может не прекращаться в течение всей ночи и вечерний максимум переходит без заметного снижения численности нападения непосредственно в утренний. С началом убывания луны, когда ее восход наступает через все увеличивающийся промежуток времени после захода солнца, вечерний максимум прекращается с наступлением темноты, за ним следует минимум ночной активности, длительность которого увеличивается с каждым днем, а начало утреннего максимума происходит после восхода луны и все более приближается ко времени рассвета. В период новолуния кривая ночного нападения приобретает свой исходный вид.

Наличие таких периодических закономерных изменений кривой ночного нападения комаров в природе приводит нас к практически весьма важным выводам относительно неравноценности отдельных периодов и часов ночи в течение лунного месяца с эпидемиологической точки зрения. В природе в ночной период наибольшая опасность заражения такими трансмиссивными болезнями, как малярия, японский энцефалит, желтая лихорадка и др., угрожает человеку в период полнолуния, когда активное ориентированное нападение комаров длится всю ночь. Эпидемиологически наименее опасным периодом является период новолуния, когда ориентированное активное нападение переносчиков ограничивается сроками вечернего и утреннего максимумов. По мере прибывания луны все возрастает эпидемиологическое значение вечернего максимума и первой половины ночи соответственно удлинению срока вечернего нападения, а значение утреннего максимума остается без изменения. С начала убывания луны вторая половина ночи становится наиболее опасным периодом, который все укорачивается к последней четверти.

Влияние света луны на разных ее фазах на поведение комаров в действительности значительно более многообразно; видоизменяются многие другие формы проявления их активности. Прежде всего это относится к срокам роения комаров. Наши наблюдения в природе в дельте Волги в 1950 и 1951 гг. за комарами Аё. vexans показали, что, помимо вечернего роения, точно приуроченного к периоду вечернего максимума нападения, неизменно наблюдается и утреннее роение, совпадающее во времени с утренним максимумом нападения. Это, повидимому, свойственно всем видам комаров, у которых спаривание сопровождается роением самцов, и не наблюдалось до сих пор только потому, что в часы утреннего роения исследователи еще крепко спали. Вопросам роения будет посвящено специальное исследование. Сейчас только ограничимся примером наличия зависимости сроков роения от лунного освещения.

В табл. 3 приведены учеты при помощи колокола, проведенные на следующий день после полнолуния. Конец второй и начало третьей декады мая было временем массового вылета Аё. vexans. Ежедневно вечером и утром наблюдались их массовый лёт и роение. Однако вследствие незрелости вылетевших самок, массовое нападение этого вида отсутствовало, хотя другие виды (An. hyrcanus, An. maculipennis, Аё. caspius) нападали весьма интенсивно. Вместе с ними нападали и единичные самки Аё. vexans, которые и были отмечены в учетах с 18 до 22 ч. 15 м. Нормально самцы в учетах никогда не попадаются. Исключением являются часы роения, когда некоторое количество комаров попадает под колокол. Ослабленное ветром роение наблюдалось с 18 час. После захода солнца оно, вследствие уменьшения скорости ветра, усилилось. На фоне неба можно было рассмотреть плотные рои комаров, и звук от их роения не ослабевал. Луна взошла до окончания сумерок, и полная темнота не наступила. Роение продолжалось, и, когда около 23 час. луна полностью осветила рабочую площадку, оно резко усилилось, о чем говорит сильно возросшее количество самок и самцов Аё. vexans, улавливаемое колоко-

лом. Роящиеся комары, привлеченные освещенным луной белым ко колом, сконцентрировались вокруг него и продолжали роиться до по ночи, когда наблюдения были прекращены. Судя по наблюдениям в д гие ночи, роение может длиться до захода луны.

Таблица

**Зависимость сроков роения Aёdes vexans от лунного освещения**

(Дельта Волги, 21 мая 1951 г.)

| Время суток | Температура в °С | Относительная влажность в % | Скорость ветра в м/сек. | Освещенность в люксах | Облачность | Количество комаров ♀♀ | ♂♂ | Примечания |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 18.00 | 21,2 | 53 | 1,57 | <2000 | 0 | 1 | 2 | |
| 18.30 | 20,8 | 55 | 1,48 | <1000 | 0 | 4 | 1 | |
| 19.00 | 20,4 | 58 | 1,21 | < 500 | 0 | 3 | 1 | |
| 19.30 | 20,0 | 53 | 0,97 | < 300 | 0 | 13 | 7 | Начало заметного роен |
| 20.00 | 19,2 | 58 | 0,73 | 244 | 0 | 4 | 0 | |
| 20.30 | 18,2 | 65 | 0,22 | 30 | 0 | 1 | 0 | Заход солнца, усилен роения |
| 20.45 | 17,8 | 68 | 0,22 | 4 | 0 | 3 | 0 | |
| 21.00 | 17,2 | 76 | 0,11 | 0,5 | 0 | 1 | 2 | |
| 21.15 | 17,6 | 77 | 0,04 | 0 | 0 | 6 | 10 | Восход луны |
| 21.45 | 16,6 | 81 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | Роение продолжается |
| 22.15 | 16,2 | 86 | 0,44 | 0 | 0 | 1 | 3 | |
| 23.00 | 15,6 | 92 | 0,01 | 0 | 0 | 248 | 118 | Луна освещает луг, г расположено мест работы |
| 23.30 | 15,8 | 92 | 0 | 0 | 0 | 64 | 26 | |
| 24.00 | 14,4 | 99 | 0 | 0 | 0 | 189 | 89 | |

Рис (Rees, 1945) наблюдал массовые миграции комаров Aё. dorsal в штате Юта (США) на расстояние не менее 3 км при благоприятн атмосферных условиях в ясную лунную ночь. Он отмечает, что с 1931 такие миграции наблюдались семь раз и все они были приурочены к по нолунию.

Большое практическое значение имеет следующее наблюдение Ри бандса (Ribbands, 1946), который исследовал в Западной Африке зал малярийных комаров в опытные помещения туземного типа и вылет оттуда. Вылов комаров в помещениях проводился регулярно в 20, 22, 0 7 час. каждую ночь. При этом Риббандс наблюдал положительную корр ляцию между сроками залета и сроками освещения луной, более выс кую для An. funestus (+78,3% ± 6,7) и менее высокую для An. mel (+42,1% ± 18,4). По данным Риббандса, количество залетающих в п мещения комаров в безлунные ночи в пять-шесть раз меньше, чем в лу ные.

Риббандс не может установить, является ли эта зависимость прям и непосредственной, или она связана с луной через посредство каког либо другого фактора, влияющего на комаров и связанного с луной. склоняется все же к наличию какой-то прямой зависимости. При этом отмечает, что эти выводы находятся в полном противоречии с общеи вестными данными об уменьшении численности летящих на свет насек мых в часы лунного освещения. Никакого противоречия тут, конечн нет. Наоборот, имеется полное соответствие.

В связи с цитированными данными Риббандса, приобретают важн значение наблюдения на Филиппинских островах Маналанга (Manalan 1931), указавшего, что около 20% обнаруживаемых при вскрытии зар

женных малярией самок An. minimus (у автора An. funestus) приходилось на вторую и третью четверти луны, т. е. на более светлую половину месяца, тогда как около 80% — на темную половину месяца.

Если учесть, что процесс спорогонии в организме комаров при сравнительно высоких температурах на Филиппинских островах длится все же не менее недели — десяти дней, возможно предположить, что максимум нападения, а соответственно, и заражения имел место в светлую половину месяца, а не в течение новолуния, что вполне увязывается с нашими наблюдениями и с данными Риббандса.

Таким образом, не только ход кривой ночного нападения комаров в природе изменяется в течение лунного месяца, но, повидимому, и интенсивность ночного залета малярийных комаров в помещения имеет ту же периодичность. На это явление, имеющее первостепенное эпидемиологическое значение, необходимо обратить самое серьезное внимание. В первую очередь его следует детально изучить, притом не только у малярийных комаров, но и у всех кровососущих двукрылых, могущих активно нападать в темное время суток, т. е. у всех комаров, у мокрецов и москитов. Однако и сейчас ясна необходимость в принятии ряда практических мер, вытекающих из описанных выше особенностей поведения комаров в течение ночи и периодических изменений этого поведения в течение лунного месяца. Практические выводы должны, прежде всего, касаться сроков проведения различного рода периодических мероприятий, которые должны быть по возможности приурочены к наиболее опасным второй и третьей четвертям лунного месяца. К таким мероприятиям в первую очередь следует отнести обработку помещений (жилых и для скота) против взрослых комаров. В этот период следует с особой тщательностью проводить химиопрофилактику и все мероприятия по индивидуальной и коллективной защите людей от залета комаров в помещения и от их нападения в помещениях и в природе.

## Выводы

1. Поведение в природных условиях голодных самок комаров в светлые и темные часы суток, как правило, резко различно. В дневные часы, под влиянием совокупного воздействия высоких температур, низкой относительной влажности и интенсивного освещения, особенно прямыми солнечными лучами, они скрываются в растительном ярусе. Находясь там, они переходят в активное состояние только тогда, когда объект кровососания — человек или животное — попадает в их ближайшее окружение. Ночью, а также при заходе и восходе солнца они активно летают в поисках добычи.

2. Быстрое ослабление освещения, стимулируя переход к массовому активному лёту комаров, определяет начало вечернего максимума нападения, который резко снижается с наступлением полной темноты. Ночной минимум нападения длится до начала первых проблесков рассвета, когда наступает утренний максимум, кончающийся после восхода солнца уходом комаров в растительный ярус под влиянием угнетающего действия сильного освещения. Низкие температуры, сильный ветер, выпадение росы или сильный дождь могут снизить величину обоих максимумов, особенно утреннего, а в случаях крайних отклонений — обусловить их отсутствие.

3. При отыскании добычи на дальнем расстоянии комары во время активного лёта руководствуются зрением. Они летят на всякий предмет, выделяющийся на общем фоне окружающей местности. Только в непосредственной близости от объекта включаются другие рецепторы. Поэтому ориентированный лёт не может происходить в полной темноте, когда выключается направляющая роль зрения, что является причиной ночного снижения нападения.

4. В лунные ночи выключения зрения не происходит, и нападение при свете луны резко усиливается, численно соответствуя среднему уровню вечернего максимума. Таким образом, кривая численности ночного нападения комаров в природе претерпевает, при прочих равных условиях, закономерные изменения в течение лунного месяца. В период новолуния она имеет два максимума — вечерний и утренний. По мере прибывания луны вечерний максимум становится все продолжительнее, а ночной минимум — все короче и передвигается на более поздние часы. Во время полнолуния нападение может длиться всю ночь. При убывании луны вечерний максимум прекращается с наступлением темноты, а утренний начинается после восхода луны и длится до восхода солнца.

5. Влияние лунного света на поведение комаров в действительности значительно более многообразно. Роение, в новолуние совпадающее с часами вечернего и утреннего максимумов лёта и нападения, распространяется в период прибывающей луны на первую половину ночи, в полнолуние может захватить всю ночь, а в период убывающей луны — начаться с ее восходом. Таким же закономерным периодическим изменениям, связанным с фазами луны, подвержен, повидимому, и залет комаров в помещения. Наблюдавшиеся массовые миграции комаров были приурочены к периоду полнолуния.

6. Установленные периодические закономерные изменения кривой ночного нападения в природе и, повидимому, залета в помещения комаров, связанные с фазами луны, приводят к практически важному выводу об эпидемиологической неравноценности лунного месяца. Период полнолуния от середины второй до середины третьей четверти является эпидемиологически наиболее опасным, притом в течение всей ночи, период новолуния — наименее опасным, в период прибывающей луны более опасна первая половина ночи, а в период убывающей луны — вторая ее половина.

Эта эпидемиологическая неравноценность должна быть принята во внимание при планировании и практическом осуществлении всякого рода защитных и профилактических мероприятий, особенно в очагах малярии, японского энцефалита и других переносимых комарами трансмиссивных заболеваний.

**Литература**

Благовещенский Д. И., Брегетова Н. Г. и Мончадский А. С., 1943. Активность нападения комаров в природных условиях и ее суточный ритм, Зоол. журн., XXII, 3.

Брегетова Н. Г., 1946. Активность нападения на человека и ее суточный ритм у комаров Aëdes caspius caspius (Pall.) Edw. и Aëdes vexans Meig. в природных условиях южного Таджикистана, Изв. АН СССР, сер. биол., 2—3.

Бреев К. А., 1950. О поведении кровососущих двукрылых и оводов при нападении их на северного оленя и ответных реакциях оленей. 1. Поведение кровососущих двукрылых и оводов при нападении их на северного оленя, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 12.— 1951. О поведении кровососущих двукрылых и оводов при нападении их на северного оленя и ответных реакциях оленей. 2. Стадность у северного оленя как фактор защиты от нападения кровососов и оводов, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 13.

Гуцевич А. В. (при участии Грачева П. Е., Скрынник А. Н. и Первомайского Г. С.), 1936. Материалы по изучению кровососущих двукрылых насекомых (гнус) в Забайкалье, Тр. ВМА им. С. М. Кирова, 19.

Крохина М. Ф., 1946. Активность нападения малярийного комара Anopheles pulcherrimus Theob. на человека в природе и ее суточный ритм, Изв. АН СССР, сер. биол., 2—3.

Мончадский А. С., 1946. Активность нападения и ее суточный ритм у комара Mansonia richiardii Fic., Изв. АН СССР, сер. биол., 2—3.— 1946а. Активность нападения комаров на человека в природных условиях, Изв. АН СССР, сер. биол., 2—3.— 1950. Нападение комаров на человека в природных условиях субарктики и факторы, его регулирующие, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 12.— 1952. Летающие кровососущие двукрылые — гнус, изд. АН СССР.

Мончадский А. С. и Радзивиловская З. А., 1939. Новый метод количественного учета гнуса и некоторые данные по биологии и условиям активности его ком-

понентов, Тез. докл. I совещ. по паразитол. пробл., Изд. АН СССР.— 1948. Новый метод количественного учета активности нападения кровососов, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 9.

Скуфьин К. В., 1951. Опыт применения чучелообразной ловушки для слепней, Зоол. журн., XXX, 4.

Чагин К. П., 1945. Активность нападения комаров в природных условиях в очаге японского энцефалита, Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 14 (5).— 1948. Активность нападения комаров на человека и ее суточный ритм в природных условиях Приморского края, Энтомол. обозр., 30 (1—2).

Чинаев П. П., 1945. Лётная активность и нападение на человека различных видов Anopheles и Culicini в природных условиях Узбекистана, Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 14 (5).

Шаронов В. В. (ред.), 1945. Таблицы для расчета природной освещенности и видимости, Изд. АН СССР.

Bates M., 1944. Observations on the distribution of diurnal mosquitoes in a tropical forest, Ecology, 25 (2).

Brown A. W. A., 1951. Studies of the responces of the female Aëdes mosquito, IV. Field experiments on Canadian species, Bull. ent. Res., 42 (4).

Haddow A. J., 1945. The mosquitoes of Bwamba county, Uganda, II. Biting activity with special reference to the influence of microclimate, Bull. ent. Res., 36 (1).— 1945 a. The mosquitoes of Bwamba county, Uganda, III. The vertical distribution of mosquitoes in a banana plantation and the biting-cycle of Aëdes (St.) simpsoni Theo, Bull. ent. Res., 36 (3).

Haddow A. J., Gillet I. D. a. Highton R. B., 1947. The mosquitoes of Bwamba county, Uganda, V. The vertical distribution and biting-cycle of mosquitoes in rainforest with observations on microclimate, Bull ent. Res., 37 (3).

Kennedy J. S., 1940. The visual responces of flying mosquitoes, Proc. Zool. Soc. London (A), 109.

Manalang C., 1931. Malaria transmission in the Philippines, VI. The dark-night factor, Philipp. J. Sci., 36 (3).

Muirhead-Thomson R. C., 1941. Studies on the behaviour of Anopheles minimus, IV. The behaviour of adults in relation to feeding and resting in hauses, J. Malaria Inst. Ind., 4 (2).— 1951. Mosquito behaviour in relation to Malaria transmission and control in the tropics, London, Edward Arnold and Co.

Rees D. M., 1945. (Заметки о миграции комаров в Город Соленого озера в 1945 г.). Mosquito news, 5. (Цит. по реф. в Сб. сокращ. перев. и реф. иностр. лит., Паразитол., 2 (15), 1951, Изд-во иностр. лит.).

Ribbands C. R., 1946. Moonlight and house-haunting habits of female Anophelines in West Africa, Bull. ent. Res., 36 (4).

Sing J. a. Badri N. M., 1952. Studies on nocturnal activities of A. fluviatilis James, Ind. J. Malariol., 5 (4).

Sippell W. L. a. Brown A. W. A., 1935. Studies of the responses of the female Aëdes mosquito, V. The role of visual factors, Bull. ent. Res., 43 (4).

Viswanathan D. K., Rao T. R. a. Rao T. S. R., 1944. The behaviour of Anopheles fluviatilis, II. Nocturnal movements and daytime resting places and their bearing on spray-killing, J. Malaria Inst. Ind., 5 (4).

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# О РИСУНКЕ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ, ПРЕИМУЩЕСТВЕННО HETEROCERA

Б. Н. ШВАНВИЧ

Ленинградский государственный университет им. А. А. Жданова

До последнего времени были установлены схемы рисунка крыла для большинства семейств Rhopalocera и некоторых Heterocera и Microlepidoptera[1] [Шванвич, 1923, 1924, 1931, 1945, 1948, 1952, 1952а; Соколов, 1936, 1947; Зюфферт (Süffert), 1927; Генке (Henke), 1933, 1936; Генке и Крузе (Kruse), 1941; Лемхе (Lemche), 1937].

В настоящем сообщении предлагается новая схематизация рисунка крыла Heterocera и Microlepidoptera, дается ее сопоставление со схемой Rhopalocera и критикуются схемы других авторов.

## I. Трехчленная схема

Основу рисунка крыла насекомых составляют широкие поперечные меланиновые полосы. У Lepidoptera их максимально три, иногда есть намек на четвертую. Каждая полоса подразделяется вдоль на две половины и превращается, таким образом, в симметричную систему, как это давно установлено для медиальной системы Rhopalocera. Между полосами лежат слабо пигментированные, расплывчатые умбры, которые иногда соприкасаются с полосами, но чаще не соприкасаются[2].

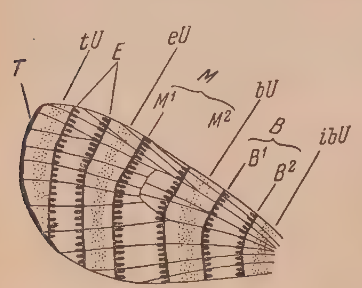



Рис. 1. Трехчленная схема рисунка крыла

Сказанным почти исчерпывается существо трехчленной схемы (рис. 1)[3]. Она имеет три симметричные системы — краевую $E$ (Externa), медиальную $M$ (Media) и базальную $B$ (Basalis). Они все раздвоены ($M^1$, $M^2$, $B^1$, $B^2$,), а по наружному краю крыла проходит нераздвоенная терминальная полоса $T$ (Terminalis). Между полосами лежат умбры (Umbrae): терминальная ($tU$), краевая ($eU$) и базальная ($bU$), тогда как инфрабазальная ($ibU$) проходит проксимально от базальной системы. Рисунок листовертки Pandemis ribeana (рис. 2) бли-

---

[1] Поскольку настоящая работа не преследует целей систематики, мы считаем возможным применить эти два устаревших термина, практически довольно удобных.

[2] Напомним, что такие же симметрично построенные системы и умбры между ними имеются и у позвоночных (Шванвич, 1952), где они, впрочем, нередко не пересекают весь поперечник тела или конечности, а имеют форму замкнутых кольцеобразных пятен, занимающих каждое лишь часть данной поверхности.

[3] Обозначения на рисунках см. в конце статьи.

зок к схеме. Особенно типичны раздвоенные медиальная (*M*) и краевая (*E*) системы. Но последняя укорочена и не доходит до заднего края крыла, а базальная (*B*) представлена лишь наружной половиной.

Полнее рисунок листовертки Tortrix chrysantheana (рис. 3). Ее система *E* доходит почти до заднего края крыла, тогда как система *B* окаймле-

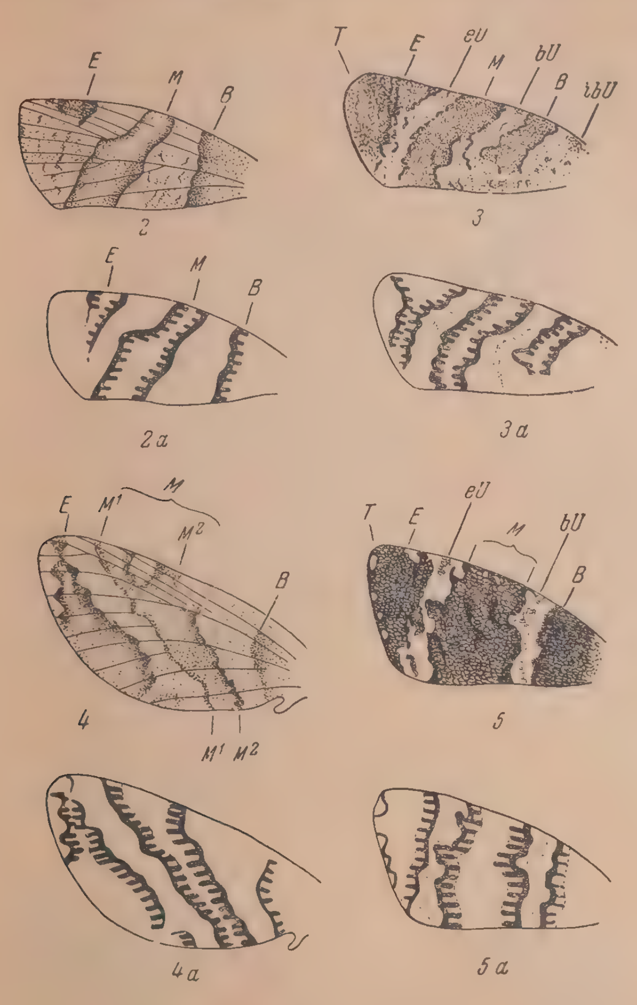



Рис. 2—5. Рисунки, соответствующие трехчленной схеме. 2. Pandemis ribeana Hb. Tortricidae. — 3. Tortrix chrysantheana Dup. Tortricidae. — 4. Hepialus sp. Hepialidae. — 5. Olethreutes tiedemanniana Z. Tortricidae

Рис. 2а — 5а. Схемы рисунков 2—5. Графические обозначения компонентов, как на рис. 1

на темным с обеих сторон, обнаруживая, таким образом, симметричное строение. По наружному краю крыла проходит полоса *T*, видны также три умбры (*eU*, *bU*, *ibU*).

Hepialus sp. (рис. 4) близко сходен с Pandemis ribeana, только передний конец системы *M* добавочно подразделен, а система *E* доходит до заднего угла крыла. Обе системы имеют симметричное строение. Различие еще и в том, что у рассмотренных листоверток полосы пересекают крыло косо, тогда как у Hepialus они направлены почти диагонально,

причем под диагональю подразумевается линия, соединяющая вершину крыла с основанием. Таким образом, состав рисунка может оставаться одним и тем же при различном расположении его частей, и можно сказать, что три рассмотренных рисунка, принадлежащие к двум группам чешуекрылых, достаточно сходны и между собой, и с трехчленной схемой.

Рисунок листовертки Olethreutes tiedemanniana (рис. 5) состоит из тех же трех симметричных систем (*E*, *M*, *B*), двух умбр (*eU*, *bU*) и полосы *T*. Но у предыдущих форм ширина всех систем приблизительно одинакова, тогда как здесь система *M* преобладает над другими, особенно над краевой. Это уже приближение к медио-дискальной схеме, описываемой ниже.

## II. Первая медио-дискальная и сокращенная медио-дискальная схемы

Для медио-дискальной схемы (рис. 6) характерны сильное развитие медиальной системы ($M^1$, $M^2$), при одновременной утрате симметрии в краевой системе (*E*), и присутствие трех дискальных компонентов ($D^1$, $D^2$, $D^3$). Медиальная система отличается от таковой трехчленной схемы лишь большей шириной и присутствием ясной медиальной умбры (*mU*). Краевая система утратила симметричное строение и состоит из полосы (*E*), к которой непосредственно примыкает умбра (*eU*), как бы «истекающая» из нее базипетально. Трудно сказать, отвечает ли полоса *E* рассматриваемой схемы наружной или внутренней половине системы *E* трехчленной схемы. Но указанная связь *E* и *eU* свойственна многим Heterocera. В базальной области сохраняется состояние трехчленной схемы, но из двух полос системы *B* остается одна, повидимому, наружная. Дискальная система состоит из двух пятен, давно известных для Noctuidae почковидного ($D^1$) и круглого ($D^2$), описанных также и у Rhopalocera (Шванвич, 1923). Но

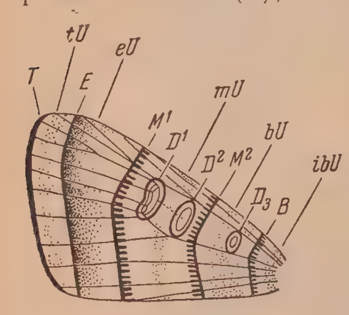
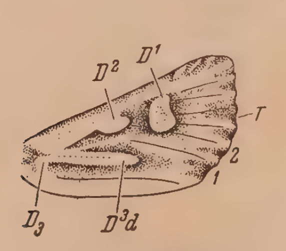


Рис. 6. Первая медиодискальная схема рисунка крыла Heterocera



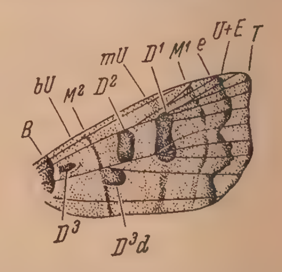




**Рис. 7 и 8. Присутствие у Noctuidae третьего дискального пятна $D^3$ и его дискального отростка ($D^3d$), который соединен с $D^3$ у** Cladocerotis optabilis Bsd. (7) **и отпочковался от него у** Ipimorpha subtusa F. (8)

Генке и Крузе (1941) описывают еще и третье дискальное пятно ($D^3$), лежащее близ основания дискальной ячейки у некоторых Noctuidae. Из него происходит общеизвестное «стреловидное» пятно этих бабочек.

У Cladocerotis (рис. 7) $D^3$ дает длинный базифугальный отросток ($D^3d$), который, благодаря редукции системы $M^1$, $M^2$, сохраняется целиком, тогда как при ее наличии у Ipimorpha subtusa (рис. 8) конец отростка ($D^3d$) оказывается расположенным дистально от $M^2$ и отпочковывается

от $D^3$ (рис. 8). Компоненты $T$ и $tU$ медио-дискальной схемы такие же, как в трехчленной. Описанная схема является основной для Heterocera. Однако у большинства семейств исчезают пятна $D^2$ и $D^3$, а полоса $T$ делится на ячейковые фрагменты. В соответствии с этим построена сокращенная медио-дискальная схема (рис. 9).

Рассмотрим представителей семейств Heterocera и Microlepidoptera, у которых та или другая из медио-дискальных схем хорошо выражена.

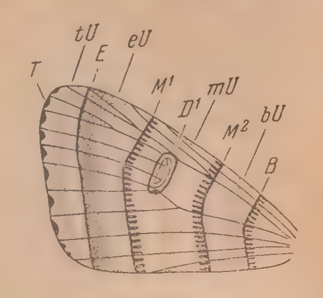


Рис. 9. Сокращенная медио-дискальная схема рисунка крыла Heterocera. Отсутствуют пятна $D^2$ и $D^3$. Полоса $T$ разделена на ячейковые фрагменты

### A. Heterocera

1. Noctuidae. Рисунок Spintherops spectrum (рис. 10) чрезвычайно близок к схеме. Отметим «истечение» умбры из полосы $E$ и ячейковую фрагментацию $T$; пятна $D^1$, $D^2$ слабы, $D^3$ отсутствует.

2. Lymantriidae. Lymantria dispar (рис. 11) близка к рассмотренной совке. Особенно существенно присутствие пятна $D^2$, которое среди Heterocera было встречено только у Lymantriidae, Noctuidae и Cymatophoridae, что и соответствует близости двух последних групп. Присутствие полос $B^1$ и $B^2$ соответствует трехчленной схеме.

3. Geometridae. По общей «схематичности» рисунка, особенно медиальной системы, пяденицы стоят впереди других семейств, но нередко развивающиеся дополнительные симметричные компоненты не всегда поддаются гомологизации. Larentia variata (рис. 12) достаточно близка к схеме. Из отклонений укажем следующие. Пятно $D^2$ отсутствует, как и у всех последующих Heterocera. Фрагменты полосы $T$ разделились каждый поперек, и образовавшиеся половинки приблизились к жилкам, имитируя венозную концентрацию ее отрезков. Внутри системы $M^1$ и $M^2$ рядом с ее полосами симметрично лежат две умбры $mU$, видимо, происходящие из одной, которая расширилась и разделилась вдоль пополам. Эти видоизменения, однако, второстепенны.

4. Thaumatopoeidae. Thaumatopoea herculeana (рис. 13) достаточно близка к медио-дискальной схеме в краевой и срединной областях, но в базальной видны две полосы, что соответствует трехчленной схеме.

5. Lasiocampidae. Selenophora lunigera (рис. 14) тоже близка к схеме, но полосы $T$ и $B$ отсутствуют, а пятно $D^1$, подобно многим Heterocera, представлено своей светлой серединой: его темные края слабо выражены.

6. Saturnidae. Семейство Saturnidae состоит из крупных бабочек, нередко с очень сложным рисунком. Но Dirphia vulpina (рис. 15) близка к медиально-дискальной схеме. По краю крыла проходит $tU$. Такое положение не типично, но возможно, что в ее состав входит и полоса $T$. С другой стороны, «истечение умбры $eU$ из полосы $E$, система $M^1$, $M^2$, умбра $mU$ и пятно $D^1$ типичны.

7. Notodontidae. Рисунок Drymonia lineata (рис. 16) кажется сложнее предыдущих. Но в нем нетрудно найти типичные компоненты схемы. Так, полоса $T$ обнаруживает тенденцию к интервенозной фрагментации, правда, слабую. Умбра $tU$ имеется. Связь полосы $E$ с умброй $eU$ видна. $M^1$ и $M^2$, умбра $mU$, пятно $D^1$ и умбра $bU$ достаточно характерны. Отклонением является присутствие полосы $sU^1$. Последняя входит в состав второй медио-дискальной схемы, рассматриваемой ниже. Присутствие $sU^1$ и связанное с удлинением крыла базифугальное смещение передних участков $M^1$ и $sU^1$ несколько осложняет рисунок Drymonia lineata.

8. Sphingidae. Переднее крыло у бражников вытянуто еще сильнее, чем у Notodontidae. В связи с этим у Deilephila vespertilio (рис. 17)

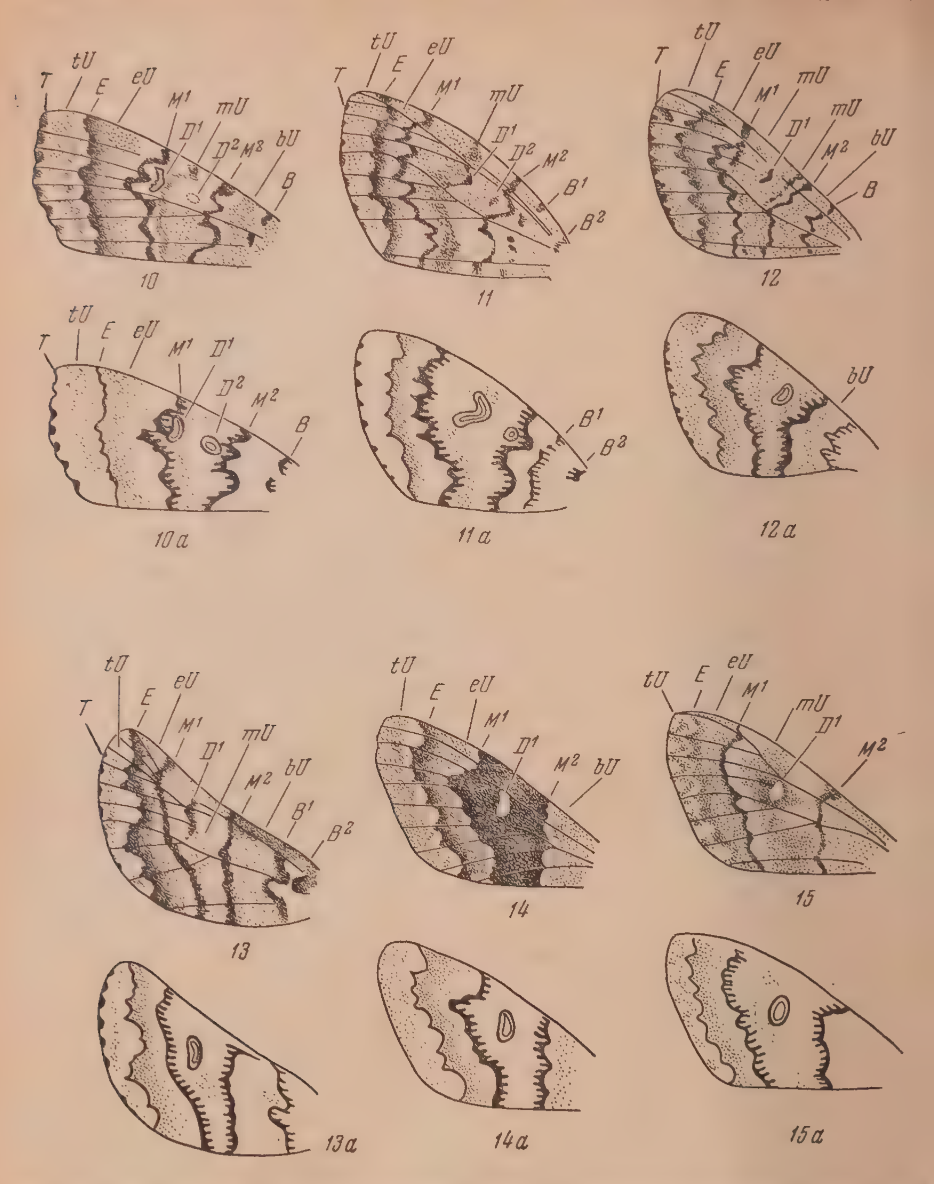



Рис. 10—15. Рисунки, соответствующие первой и сокращенной медио-дискальным схемам Heterocera

10. Spinterops spectrum R. Noctuidae. — 11. Lymantria dispar L. Lymantriidae. — 12. Larentia variata Schiff. Geometridae. — 13. Thaumatopoea herculeana Rmbr. Thaumatopoeidae. — 14. Selenophora lunigera v. lobulina, Esp. Lasiocampidae. — 15. Dirphia vulpina. Saturnidae

Рис. 10а—15а. Схемы рисунков 10—15. Графические обозначения компонентов, как на рис. 6

10а. Noctuidae. — 11а. Limantriidae. — 12а. Geometridae. — 13а. Thaumatopoeidae. — 14а. Lasiocampidae. — 15а. Saturnidae

наблюдаются сильные смещения. Передний конец полосы *E* упирается в вершину крыла, а бо́льшая часть полосы $M^1$ прямолинейна и почти диа-

гонально. Наоборот, задний конец $M^2$ направлен к основанию крыла, также почти диагонально. Смещения, однако, не отражаются на структуре компонентов. «Истечение» умбры $eU$ из полосы $E$ такое же, как у предыдущих форм, полоса $M^1$, умбра $mU$ и пятно $D^1$ также типичны. Отметим лишь отсутствие терминальных компонентов и усиление умбры $bU$, вплотную доходящей до $M^2$. В общем этот рисунок связан с медно-дискальной схемой.

Рис. 16—21. Рисунки, соответствующие первой и сокращенной медно-дискальным схемам Heterocera

16. Drymonia lineata Obth. Notodontidae. — 17. Deilephila vespertilio, Esp. Sphingidae. — 18. Alope serah. Arctiidae (по Соколову). — 19. Noctuelia vespertalis v. hadjinalis Stgr. Pyralidae. — 20. Scoparia albisinatella Pack. Pyralidae. — 21. Gelechia longicornis Kurt. Gelechiidae

Рис. 16а—21а. Схемы рисунков 16—21. Графические обозначения компонентов, как на рис. 6

16а. Notodontidae. — 17а. Sphingidae. — 18а. Arctiidae. — 19а. Pyralidae. — 20а. Pyralidae. — 21а. Gelechiidae

9. Arctiidae. Рисунок медведиц, изученный Соколовым (1936), подвергся фрагментациям и нередко меланизирован так, что структурное различие между полосами и умбрами исчезает. Но рисунок, например, Alope serah (рис. 18) достаточно полон. В нем имеются все главные ком-

поненты медио-дискальной схемы. Правда, умбры ($tU$, $eU$, $mU$) не отличаются по окраске от полос, а полосы $M^1$ и $M^2$ и умбра $mU$ частью фрагментированы, но положение их типично, а полоса $T$ обнаруживает обычную интервенозную фрагментацию. Соколов описал также рисунок Spilosoma sordida с типичной нефрагментированной медиальной системой (1936, стр. 144, рис. 4), но лишенный краевых и терминальных компонентов, почему мы остановились на Alope для иллюстрации связи Arctiidae со схемой. Терминология компонентов в настоящей статье несколько иная, чем у Соколова, что, однако, не существенно.

### Б. Microlepidoptera

Связь Tortricidae с трехчленной схемой и переход к медио-дискальной рассмотрены выше. Из остальных Microlepidoptera остановимся на двух семействах:

10. Pyralidae. Noctuelia vespertalis (рис. 19) имеет пятна $D^1$ и $D^2$, приближаясь в этом отношении к Noctuidae, типичную систему $M^1$, $M^2$ и не менее типичную полосу $E$ с «истекающей» умброй $eU$. Отличие от схемы состоит лишь в структуре терминального компонента. Он обозначен как умбра $tU$, но возможно, что в него вошла и полоса $T$, подвергшаяся фрагментации в нетипичной для Heterocera форме, ибо фрагменты лежат в жилках, а не между ними. Такое же состояние мы видели у Saturnidae (рис. 15). Однако у Scopartia albisinatella (рис. 20) интервенозная фрагментация полосы $T$ не отличается от нормы. Кроме того, она имеет гомолог стреловидного пятна Noctuidae ($D^3d$), а пятна $D^1$ и $D^2$ светлы в середине, т. е. симметричны по структуре. Правда, у Scoparia нет ясной полосы $E$, а есть, повидимому, только умбра $eU$. Но эта частность компенсируется рисунком Noctuelia, а в общем связь рисунка Pyralidae с медио-дискальной схемой очевидна; сходство с совками в дискальных пятнах заслуживает внимания систематики.

11. Gelechiidae. Наконец, в принадлежащем к группе «молей» семействе Gelechiidae встречаются формы, которые, как Gelechia longicornis (рис. 21), имеют полосы $E$, $M^1$, $M^2$, $B$ и пятно $D^1$. Подобно Noctuelia (рис. 19), в терминальной зоне имеется, повидимому, только умбра $tU$. Все компоненты у Gelechia менее типичны, чем у предыдущих видов, что, вероятно, зависит от малого размера этих бабочек. Но связывать семейство Gelechiidae с медио-дискальной схемой, повидимому, все же возможно.

## III. Вторая медио-дискальная схема Heterocera

Вторая медио-дискальная схема (рис. 22) отличается от первой тем, что по сторонам системы $M^1$, $M^2$ симметрично лежат два новых компонента, первая и вторая добавочные умбры (umbrae supplementariae $sU^1$, $sU^2$). Это узкие, слабо пигментированные полосы, отщепляющиеся от примыкающих умбр ($eU$, $bU$) и имеющие тенденцию к продольному подразделению пополам и, следовательно, к приобретению симметричной структуры.

Эта схема обнаружена, например, у Euchera (Drepanidae, рис. 23). Обе добавочные умбры ($sU^1$, $sU^2$) и прочие компоненты вполне ясны. Среди Sphingidae почти столь же типичные умбры $sU^1$ и $sU^2$ обнаруживает Pterogon (Sphingonaepiopsis) gorgoniades (рис. 24). Второстепенные детали, как перерыв одной из них ($sU^1$) позади середины и слияние заднего конца другой ($sU^2$) с полосой $B$, второстепенны. Полосы $M^1$ и $M^2$ и пятно $D^1$ типичны, но некоторые трудности имеются в краевой зоне, где (в отличие от нашей предыдущей работы (1952, рис. 11)) приходится провизорно принять, что полоса $E$ сильно расширена и от нее обособилась базине-

тально еще одна умбра $sU^*$. Последняя, повидимому, составляет симметричную пару с полосой $B$[4]. Среди Lasiocampidae Pyrosis idiota (рис. 25) также имеет умбры $sU^1$, $sU^2$, которые, однако, не раздвоены, а задняя половина $sU^2$ соединена с умброй $bU$, что можно принять за незаконченное отпочковывание. В остальном Pyrosis близка к схеме, за исключением отсутствия полосы $T$.

Наконец, Geometridae Larentia ninna имеет (рис. 26) типичную раздвоенную $sU^1$. Но $sU^2$ представлена одной полосой, а рядом с ней лежит умбра $bU$, состоящая из широкой дистальной и узкой проксимальной половин. Не исключено, однако, что все эти три полосы являются частями осложненной $sU^2$.

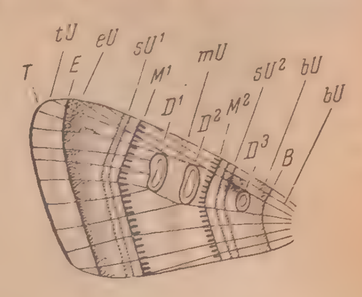


Рис. 22. Вторая медио-дискальная схема рисунка Heterocera. Отличается от первой присутствием добавочных умбр $sU^1$, $sU^2$

Таким образом, в четырех семействах Heterocera обнаружены добавочные умбры, или, иначе говоря, рисунки, близкие ко второй медио-дискальной схеме. Быть может, следовало бы именно ее считать за главную для Heterocera, тем более, что у подчиненных ей форм представлены и компоненты первой схемы, за исключением лишь пятен $D^2$ и $D^3$. Это не вызывает принципиальных возражений, но практически первая медио-дискальная схема в качестве общей для Heterocera удобнее второй.

## IV. Апикальная диагональ

У Larentia ninna (рис. 26) в вершине крыла имеется светлый промежуток (*dia*), который направлен приблизительно диагонально и прорезает как щелью все лежащие здесь компоненты. Но, кроме того, прилегающие к «щели» участки компонентов меланизируются, расширяются, сливаются вместе, а их передние концы смещаются базифугально, как бы втягиваясь в вершину крыла. Схема явления изображена на рис. 27. Компоненты $T$, $tU$, $E$ и $eU$, которые в задних и средних ячейках самостоятельны, сливаются друг с другом в передних ячейках как позади диагональной «щели» $(T + tU + E + eU\,.\,p)$, так и впереди ее $(tU + E + eU\,.\,a)$. Очевидно, в вершине развивающегося крыла возникает особое состояние, которое видоизменяет находящиеся там компоненты. Видоизменения сосредоточены около диагонального участка и для линии его направления можно предложить термин «апикальная диагональ» (*dia*). Проявления апикальной диагонали могут быть различны. Так «втягивание» передних концов в вершину крыла бывает и без образования светлого промежутка (рис. 11, 13, 14, 17, 23). Иногда оно приводит к выпрямлению и диагональному расположению всей полосы $M^1$ (рис. 28). Апикальная диагональ, повидимому, всегда связана с вытягиванием крыла.

Генке вводит в схему рисунка Heterocera в виде отдельного компонента «апикальный штрих» (Apikalwisch), который отвечает нашей апикальной диагонали. Однако этот взгляд неприемлем, ибо апикальная диагональ представляет собой не структуру, а определенное влияние, которое, вероятно, в процессе онтогенеза модифицирует имеющиеся компоненты.

[4] Вообще отличить базальную полосу от базальной умбры иногда трудно, и возможно, что компонент, обозначенный у Pterogen как $B$, в действительности есть $bU$.

Рис. 23—26. Рисунки, соответствующие второй медио-дискальной схеме Heterocera
23. Euchera sp. Drepanidae (по Зюфферту). — 24. Pterogon (Sphingonaepionsis) gorgoniades Hb. Sphingidae. — 25. Pyrosis idiota Graes. Lasiocampidae. — 26. Larentia ninna Butl. Geometridae

Рис. 23а — 26а. Схемы рисунков 23—26. Графические обозначения компонентов, как на рис. 22
23а. Drepanidae. — 24а. Sphingidae. — 25а. Lasiocampidae. — 26а. Geometridae

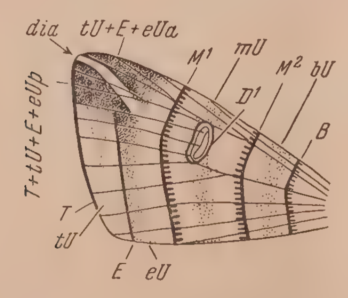



Рис. 27. Схема апикальной диагонали (*dia*), — светлый промежуток, прорезающий компоненты апикальной зоны. Участки компонентов, прилегающих к апикальной диагонали, меланизируются, расширяются и сливаются

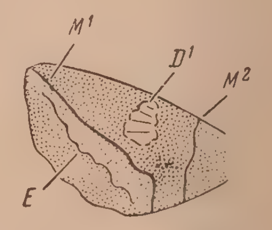



Рис. 28. Cosmotriche laeta Wen. Lasiocampidae (по Соколову). Диагональное смещение первой медиальной полосы ($M^1$)

## V. Медио-дискальная схема Rhopalocera

Схемы рисунка, уже выработанные (Шванвич, 1923, 1924, 1931, 1945, 1948, 1952а) для большинства семейств Rhopalocera, существенно отличаются от первой медио-дискальной схемы Heterocera лишь присутствием трех полос ($E^1$, $E^2$, $E^3$) на краю крыла вместо двух ($T$, $E$) и внемедиальным положением пятна $D^2$ (рис. 29) (Forbes, 1941), причем последний компонент более обычен у Rhopalocera, чем у Heterocera. С другой стороны, пятно $D^3$ встречается не только у Heterocera, но также, например, у нимфалид (рис. 29). Полоса $E^3$ Rhopalocera, несомненно, гомологична полосе $E$ Heterocera, тогда как соотношение $E^1$ и $E^2$ Rhopalocera, с одной стороны, и $T$ Heterocera, с другой, недостаточно ясно.

В общем же все схемы рисунка крыла высших Lepidoptera обнаруживают лишь второстепенные различия, их основа, несомненно, одна и та же и может быть названа медио-дискальной.

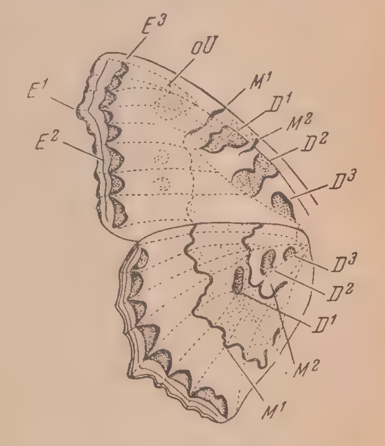



Рис. 29. Схема рисунка Vanessa urticae L. Nymphalidae. Присутствие третьего дискального пятна ($D^3$)

## VI. Схемы, предложенные другими авторами

Неудовлетворительность нашумевшей в свое время схемы Эймера (Eimer, 1897) отмечалась (Шванвич, 1931); в то же время схема Зюфферта (1927) для нимфалоидных семейств почти не отличается от нашей (Шванвич, 1931).

В последнее время Генке и Крузе (1936, 1941) опубликовали несколько схем для отдельных семейств и общую схему для всего отряда, тогда как Лемхе (1937) предложил свою схему для Microlepidoptera и некоторых Heterocera.

Схемы Генке и Крузе исходят из основных концепций, развитых первоначально в наших работах и несколько позже Зюффертом (1927), и в основе они правильны. В их общей схеме находим систему медиальных полос ($M^1$, $M^2$), один дискальный компонент ($D^1$), краевые и базальные компоненты. Но недостаток ее в том, что в ряде случаев в схеме даны названия и условные графические обозначения не только меланиновым компонентам, т. е. собственно рисунку, но и светлым промежуткам. Например, умбра $mU$ может лежать в различных частях промежутка между полосами $M^1$ и $M^2$ (рис. 10, 11, 15), а может и отсутствовать (рис. 24), и этот промежуток является единым образованием. Между тем в схемах Генке и Крузе его части, лежащие по сторонам медиальной умбры $mU$, обозначены различными штриховками.

Чрезмерно сложно трактуется также область краевой умбры $eU$, для которой дается до семи частей. Если это и бывает, то лишь в случаях крайней специализации, тогда как в основе умбра $eU$ едина. Поэтому схема данного рисунка иногда оказывается сложнее, чем он сам. О неправильном понимании апикальной диагонали в работах Генке уже сказано. Неудобно также обозначение компонентов не латинизированными, как у нас, а немецкими терминами, как Saumfeld, Apikalwisch и т. п. Неудобно, наконец, именовать медиальные полосы симметричными, ибо симметричны и базальные и дискальные компоненты. Все это не позволяет принять схему Генке.

Схема Лемхе (1937), которую ее автор распространяет на Mecoptera и Palaedictyoptera, состоит из семи широких поперечных полос, занумерованных цифрами I—VII и характеризующихся тем, что каждая прохо-

дит через разветвление той или иной жилки. Структурные различия компонентов, составляющие основу морфологии рисунка, не отмечаются. Если жилкование влияет иногда сильно на систему рисунка, она тем не менее морфологически самостоятельна и соотношение ее частей определяется прежде всего ее структурой, а не связями с жилкованием. Схема Лемхе возвращается к счетному критерию Эймера, ван Беммелена и других и не может быть принята.

Наконец, в нашей провизорной схеме для всех Lepidoptera (Шванвич, 1945) не было учтено изменение краевой системы, происходящее при исчезновении трехчленного состояния, и она также неудовлетворительна.

## VII. Заключение

В общем можно считать, что сам общий план рисунка Lepidoptera эволюционирует в довольно широких пределах, которые можно характеризовать следующими этапами. Первоначальной схемой является трехчленная. Усиление медиальной системы за счет двух других, появление дискальных пятен и перестройка краевой зоны приводят к первой медиодискальной схеме, которую, повидимому, надо считать за основную для всего отряда. Из нее происходят, во-первых, две схемы Heterocera — сокращенная путем исчезновения части дискальных пятен и вторая медиодискальная путем появления двух дополнительных умбр. Во-вторых, из нее же путем дальнейшей перестройки краевой зоны происходит медиодискальная схема Rhopalocera, а из последней путем возникновения глазчатых пятен схема нимфалоидных семейств.

Каждая схема в общем отвечает определенной группе Lepidoptera, но характерно, что нередко одни части данного рисунка отвечают одной схеме, а другие другой. Построить же общую схему рисунка для всего отряда, по крайней мере сейчас, очень трудно, если не невозможно. Но в этом, может быть, нет и необходимости, ибо все пять медио-дискальных схем связаны друг с другом и позволяют объединить преобладающую часть высших групп Lepidoptera.

## VIII. Выводы

1. Для рисунка крыла Lepidoptera, за исключением Rhopalocera, предлагаются три схемы, вытекающие одна из другой.

2. Трехчленная схема (рис. 1) состоит из трех поперечных широких раздвоенных полос (симметричные системы), краевой ($E$), медиальной ($M$) и базальной ($B$), подразделенных каждая на две половины. На краю крыла лежит терминальная полоса ($T$), между полосами умбры — терминальная, краевая, медиальная, базальная и инфрабазальная ($tU$, $eU$, $mU$, $bU$, $ibU$). Соответствующие рисунки свойственны Hepialus и Tortricidae (рис. 2, 3, 4).

3. У некоторых Tortricidae медиальная система усиливается в ущерб другим (рис. 5) — переход к первой медио-дискальной схеме Heterocera.

4. Последняя имеет медиальную систему, подразделенную на две полосы ($M^1$, $M^2$) и три дискальных пятна, из которых два ($D^1$, $D^2$) — внутри медиальной системы, а редко встречающееся третье ($D^3$) — у основания крыла. Краевая система утеряла симметрию и состоит из полосы $E$ и «истекающей» из нее умбры $eU$. Имеются перечисленные выше умбры и полосы $T$ и $B$. Рисунки, близкие к схеме, обнаружены в одиннадцати семействах (рис. 10—21), причем $D^2$ сохраняется только в трех (рис. 10, 11, 19, 20).

5. В связи с этим предлагается сокращенная медио-дискальная схема, лишенная $D^2$ и $D^3$ (рис. 9).

6. Вторая медио-дискальная схема Heterocera (рис. 22) имеет две добавочные умбры $sU^1$ и $sU^2$ по сторонам медиальной системы. Они раздвоены и отщепляются от соседних умбр. Рисунки, близкие к схеме, обнаружены в четырех семействах (рис. 23—26).

7. Явление апикальной диагонали состоит в том, что узкое поле, диагонально проходящее через вершину крыла, депигментируется, прорезая находящиеся там компоненты, причем последние расширяются и сливаются (рис. 27, *dia*) или вызывают диагональное смещение, например, полосы *M* (рис. 28).

8. Схемы Rhopalocera отличаются от таковых Heterocera присутствием трех полос $E^1$, $E^2$, $E^3$ на краю крыла вместо двух и положением пятна $D^2$ вне медиальной системы. К прежним редакциям добавляется пятно $D^3$ (рис. 29).

Эти отличия второстепенны, и медио-дискальная структура составляет основу рисунка большинства Lepidoptera.

9. Критически рассматриваются схемы рисунка, предложенные Генке и Крузе (1941) и Лемхе (1937).

### Обозначения на рисунках

*B* — базальная система или полоса (Basalis), $B^1$, $B^2$ — первая и вторая базальные полосы, *bU* — базальная умбра (Umbra basalis), $D^1$, $D^2$, $D^3$ — первое, второе и третье дискальные пятна (Discalia), *dia* — апикальная диагональ (interstitium diagonalis), *E* — краевая система или полоса (Externa), $E^1$, $E^2$, $E^3$ — первая, вторая и третья краевые полосы (Externae), *eU* — краевая умбра (Umbra externalis), *eUa* — передняя краевая умбра (Umbra externalis anterior), *eUp* — то же, задняя (posterior), *ibU* — инфрабазальная умбра (Umbra infrabasalis), *M* — медиальная система, $M^1$, $M^2$ — первая и вторая медиальные полосы (Mediae), *mU* — медиальная умбра (Umbra medialis), *oU* — краевая умбра (Umbra ocellaris), $sU^1$, $sU^2$ — первая и вторая добавочные умбры (Umbrae supplementariae), $sU^{1*}$ — проксимальная первая добавочная умбра, *T* — терминальная полоса (Terminalis), *tU* — терминальная умбра (Umbra terminalis), *tUa* — передняя терминальная умбра (Umbra terminalis anterior), *tUp* — то же, задняя (posterior).

Цифры около терминального края крыла означают номера ячеек. + между обозначениями двух компонентов означает их слияние.

### Литература


Соколов Г. Н., 1936. Die Evolution der Zeichnung der Arctiidae, Zool. Jahrb., Anat. 61.— 1947. Эволюция рисунка у коконопрядов (Lepidoptera. Lasiocampidae. Изв. АН СССР, сер. биол., 1.

Шванвич Б. Н., 1923. Наблюдения над морфологией рисунка Rhopalocera, Тр. 1-го съезда зоол., анат., гист.— 1924. On the ground plan of wing-pattern in Nymphalids and certain other families of the Rhopalocerous Lepidoptera, Proc. Zool. Soc. London.— 1931. Эволюция рисунка крыльев у бабочек по новым исследованиям, Природа, 4.— 1945. Об основном плане рисунка крыла Lepidoptera, Зоол. журн., XXIV.— 1948. О рисунке крыла бабочек толстоголовок (Hesperidae), ДАН СССР, LIX.— 1952. Стереоморфизм в криптической окраске Lepidoptera Heterocera и некоторых позвоночных, Тр. Ленингр. об-ва ест., 71.— 1952а. О рисунке крыла палеарктических Hesperidae и некоторых Argynnis (Lepidoptera), Энтом. обозр., 32

Eimer T., 1897. Orthogenesis der Schmetterlinge, Leipzig.

Forbes W. T., 1941. Line elements in butterfly patterns (Lepidoptera, Nymphalidae), Ent. News, 52.

Henke K., 1933. Zur vergleichenden Morphologie des zentralen Symmetriesystem auf dem Schmetterlingsflügel, Biol. Ztrbl., 53.— 1936. Versuch einer vergleichenden Morphologie des Flügelmusters der Saturniden, N. Acta Akad. Leop., N. F., 4.

Henke K. u. Kruse G., 1941. Über Feldgliederungsmuster bei Geometriden und Noctuiden und den Musterplan der Schmetterlinge im allgemeinen, Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl. 2

Lemche H., 1937. Studien über die Flügelzeichnung der Insecten, 1. Hepialina, Micropterygina, Tineoidea, Castnoidea und Zygaenina, Vidensk. Medd. Dansk. naturh. Foren., 104.

Süffert F., 1927. Zur vergleichenden Analyse der Schmetterlingszeichnung, Biol. Ztrbl., 47.


---

# О РОЛИ СЛЕПНЕЙ В БИОЛОГИИ ЛОСЯ

**И. С. ТУРОВ**

**Кафедра зоологии позвоночных Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова**

В бесснежное время года лосям сильно досаждают слепни, носовые овода, мошки и мокрецы, комары, клещи и другие паразиты. Особенно велико значение слепней и носового овода. Эти насекомые, будучи активными в общем с середины июня и до сентября включительно, заставляют лося довольно резко менять ритм суточной деятельности и поведение. К сожалению, до сих пор влияние гнуса на биологию лосей не изучено с достаточной полнотой. Известно лишь, что в жаркое время года лоси выходят на реки или на озера, спасаясь таким образом от докучливых насекомых. Вопрос о влиянии слепней на поведение лосей интересен также и потому, что сейчас успешное разрешение проблемы одомашнивания лося ставит задачу использования его в качестве тягловой силы. Возможность работы на лосях летом еще не выяснена, но, учитывая отрицательное действие высоких дневных температур и нападения кровососущих двукрылых и носовых оводов, от работы на лосях, по крайней мере в дневное время, повидимому, придется отказаться.

Настоящая работа проведена летом 1951 г. Во время работы мне большую помощь оказали В. П. Теплов, Е. П. Кнорре и Е. Н. Теплова, любезно предоставившая мне свои материалы по кровососущим двукрылым. Слепни определены Н. Г. Олсуфьевым. Всем перечисленным лицам я приношу здесь свою глубокую благодарность.

## Материал и методика

Под моим наблюдением находилось стадо ручных лосей опытной лесофермы Печоро-Илычского заповедника. Возможность круглосуточного наблюдения над пасущимися в обширных загонах или на полной свободе зверями позволила провести относительный учет слепней, нападающих на лося, а также выяснить целый ряд особенностей в поведении лосей, вызванных нападением насекомых.

Изучение активности нападения слепней на лося производилось следующим образом. В течение 30 минут два наблюдателя непрерывно ловили слепней, летавших и садившихся на лося. Отлов насекомых производился руками, без сачка, так как последний пугает лосей. Применение иной методики, как, например, отлов слепней под пологом, было недоступно, так как лося поместить под полог было практически невозможно. За три месяца работы (июнь — август 1951 г.) было проведено всего 11 учетов. По отдельным месяцам они распределяются следующим образом: июнь — 3 учета, июль — 6, август — 2. Поймано было 615 насекомых, относящихся к 16 видам (табл. 1).

В работе Ю. Г. Митрофановой (1951), посвященной слепням Предуралья, для Печоро-Илычского заповедника приводится список из 16 видов. Из этого количества четыре вида не отмечены мной в приведенном выше списке, а именно: Tabanus distinguendus, T. rusticus, Chrysops nigripes, Chrysozona crassicornis. Надо указать, что эти виды относятся Ю. Г. Митрофановой к редким. С другой стороны, в сборах, обработанных этим автором, не отмечаются для Печоро-Илычского заповедника следующие три вида: Tabanus maculicornis, Heptatoma pellucens, Chrysozona italica. Таким образом, в настоящее время можно считать, что фауна слепней указанного района насчитывает 20 видов.

## Изменение видового состава слепней на протяжении слепневого периода

Из указанного в табл. 1 набора видов основное, решающее для лося значение имеют следующие пять: 1) Tabanus tarandinus L., 2) T. arpadi Scil., 3) T. tropicus Pz., 4) T. lapponicus Wahlb., 5) Chrysozona pluvialis L. Эти пять видов наиболее многочисленны на протяжении лета, и именно они определяют те изменения в летней биологии лося, о которых будет сказано ниже.

Весь слепневый период, продолжающийся в районе моей работы с последней трети июня и до конца августа, можно разбить на две фазы, характеризующиеся преобладанием различных видов слепней.

Первая фаза — конец июня и первая половина июля. В это время преобладает род Tabanus. Именно это время очень тяжело переносится лосем, что отчасти связано еще и с высокой температурой воздуха.

Вторая фаза обнимает вторую половину июля и август. В это время количество слепней сильно уменьшается, и к середине августа они совсем исчезают. Преобладающей формой становится дождевка — Chrysozona.

Таблица 1

**Общее количество и видовой состав слепней, пойманных на лосях**

| Виды | Количество отловленных слепней | То же в % от общего числа |
|---|---|---|
| Tabanus confinis Ztt. | 8 | 1,5 |
| T. luridus Flln. | 5 | 0,8 |
| T. tropicus Pz. | 60 | 9,7 |
| T. arpadi Scil. | 76 | 12,3 |
| T. fulvicornis Mg. | 42 | 6,8 |
| T. tarandinus L. | 158 | 25,7 |
| T borealis Lw. | 4 | 0,7 |
| T. lapponicus Wahlb. | 47 | 7,3 |
| T. montanus f. obscura Mg. | 3 | 0,6 |
| T. maculicornis Ztt. | 1 | 0,16 |
| T. fulvus Mg. | 1 | 0,16 |
| T. cordiger Mg. | 1 | 0,16 |
| Chrysops caecutiens L. | 5 | 0,8 |
| Heptatoma pellucens F. | 1 | 0,16 |
| Chrysozona pluvialis L. | 202 | 32,9 |
| Chrysozona italica Mg. | 1 | 0,16 |
| Всего | 615 | 100,0% |

На протяжении первой фазы основную роль играет олений слепень — T. tarandinus L., значительно преобладающий над другими видами. Боль от его укусов очень сильна, а количество выпиваемой им крови значительно (при благоприятных условиях этот слепень может высосать до 150—200 мг крови). Именно слепни этого вида превращают участки кожи ног лося в кровоточащие раны.

Второстепенное, на первый взгляд, значение для лося имеют такие, сравнительно немногочисленные слепни, как T. arpadi Scil., T. tropicus Pz., T. lapponicus Wahlb. Однако, взятые вместе, эти три вида не уступают по численности оленьему слепню. Вместе с этим последним в первую половину лета они составляют 84—80% от общего числа слепней. Поддерживает общую численность на высоком уровне T. lapponicus Wahlb., наибольшее количество которого приходится на начало июля, когда остальные виды слепней уже немного уменьшаются в числе. Остальные виды слепней, в силу своей малочисленности, вряд ли имеют существенное значение как кровососущие паразиты лося.

Во вторую фазу слепневого периода видовой состав коренным образом меняется. Теперь преобладающее значение имеют дождевки — Chrysozona; их удельный вес в общем числе отловленных на лосях насекомых довольно высок (32,9). Если рассматривать изменение численности дождевок на протяжении лета, то заметен быстрый рост их числа в течение августа. Так, если в конце июля дождевки составляли 56,7%, то уже 12 августа — 95,0% от общего числа слепней (табл. 2).

Дождевки наиболее активны в дни с повышенной влажностью, перед дождем или после него. Насекомые эти буквально облепляют лося. Однако надо сказать, что их влияние на лосей и ответная реакция последних

гораздо слабее, чем при нападении собственно слепней (например, T. tarandinus L.).

Таким образом, особенно тяжелым для лося временем нужно считать лишь первую фазу слепневого периода, когда наблюдается массовый лет T. tarandinus, T. tropicus, T. arpadi, T. lapponicus, которая в год моей работы продолжалась до половины июля.

Таблица 2

**Изменение соотношения различных видов слепней на протяжении лета**

| Виды | Вторая половина июня | | Первая половина июля | | Вторая половина июля | | Первая половина августа | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | число слепней | в % от общего числа | число слепней | в % от общего числа | число слепней | в % от общего числа | число слепней | в % от общего числа |
| Tabanus confinis | 8 | 7,5 | — | — | — | — | — | — |
| T. luridus Flln. | 3 | 2,8 | 2 | 0,8 | — | — | — | — |
| T. tropicus Pz. | 14 | 13,1 | 29 | 11,7 | 16 | 12,0 | 1 | 0,79 |
| T. arpadi Scil. | 23 | 21,5 | 37 | 15,0 | 15 | 11,1 | 1 | 0,79 |
| T. fulvicornis Mg. | 4 | 3,7 | 30 | 12,1 | 7 | 5,2 | 1 | 0,79 |
| T. tarandinus L. | 52 | 48,6 | 97 | 39,2 | 9 | 6,7 | — | — |
| T. borealis Lw. | — | — | 3 | 1,2 | 1 | 0,7 | — | — |
| T. lapponicus Wahlb. | 1 | 0,9 | 37 | 15,0 | 8 | 5,9 | 1 | 0,79 |
| T. montanus f. obscura | — | — | 1 | 0,4 | — | — | 2 | 1,58 |
| T. maculicornis Ztt. | — | — | 1 | 0,4 | — | — | — | — |
| T. fulvus Mg. | — | — | 1 | 0,4 | — | — | — | — |
| T. cordiger Mg. | — | — | 1 | 0,4 | — | — | — | — |
| Chrysops caecutiens L. | 2 | 1,88 | 2 | 0,8 | 1 | 0,7 | — | — |
| Heptatoma pellucens F. | — | — | — | — | 1 | 0,7 | — | — |
| Chrysozona pluvialis L. | — | — | 6 | 2,4 | 75 | 56,0 | 121 | 95,0 |
| Chrysozona italica Mg. | — | — | — | — | 1 | 0,7 | — | — |
| | 107 | 100,0 | 247 | 100,0 | 134 | 100,0 | 127 | 100,0 |

## Изменение общей численности слепней на протяжении лета

В районе моей работы слепни появляются в среднем в середине июня, когда максимальная суточная температура воздуха превысит 14—15°.

В табл. 3 приводятся сроки появления слепней по данным Е. Н. Тепловой.

Таблица 3

**Даты первого появления слепней**

| Годы | Даты первого появления | Годы | Даты первого появления |
|---|---|---|---|
| 1938 | 5.VI | 1945 | 17.VI |
| 1940 | 21.VI | 1946 | 20.VI |
| 1941 | 29.VI | 1947 | 10.VI |
| 1942 | 7.VI | 1948 | 31.V |
| 1943 | 3.VI | 1949 | 19.VI |
| 1944 | 17.VI | 1950 | 12.VI |

В среднем за 12 лет слепни появляются 14 июня. Как видно из табл. 3, в 1950 г. слепни появились 12 июня. Вслед за тем, очевидно, в связи с похолоданием, в течение 10 дней слепни не отмечались совсем. 22 июня за четырехчасовую экскурсию на лосе поймано четыре слепня, а уже на следующий день тридцатиминутный учет дал 12 штук. В дальнейшем количество слепней изменялось в сторону повышения и достигло своего максимума к середине июля; учет 10 июля дал 144 экз. (за 30 минут). Далее, в связи с дождливой погодой и отсутствием слепней, учеты не проводились до 26 июля. Тридцатиминутный учет в этот день дал

134 экз. В дальнейшем, с падением суточных и особенно ночных температур, количество слепней уменьшалось. По данным августовских учетов видно, что количество слепней, нападающих на лося, в августе значительно уменьшилось. Так, 3 августа было учтено 110 экземпляров, а 12 августа только 34. Еще позже слепни отмечались единицами. 20 августа за дневную экскурсию был отмечен лишь один слепень.

## Факторы, влияющие на активность слепней

Активность лёта и нападения слепней целиком зависит от условий погоды. Помимо температуры, на активность слепней и интенсивность их суточного лёта влияют облачность и количество осадков.

Слепни появляются утром, не ранее 6 ч. 30 м.— 7 час., когда солнце достаточно высоко и роса уже обсохла. С повышением температуры к середине дня активность лёта слепней возрастает и достигает максимума к 13—14 часам. В это время слепни чрезвычайно активны, роями (до 30—50 штук) кружатся вокруг животных. После 14 часов, вслед за понижением температуры воздуха, активность слепней постепенно спадает. В воздухе их становится все меньше и меньше, пока, наконец, к 18 час. не остаются лишь отдельные особи. К 19 часам слепни, как правило, прекращают лёт. В дни ясные, но с температурой воздуха ниже 14—16°, лёт слепней очень слаб или совсем не отмечается.

Не менее важными факторами, определяющими интенсивность лёта слепней, являются облачность и количество выпадающих осадков. В дни дождливые, пасмурные, когда все небо покрыто серыми дождевыми облаками, лёт слепней не отмечался (во второй половине лета в такую погоду летают лишь дождевки). Так, 24 июня, несмотря на довольно высокую температуру воздуха (18,6°), слепней не было, так как с утра шел дождь, а небо было покрыто сплошными облаками. То же самое наблюдалось и 3 июля, когда температура воздуха в тени достигала 23°, но было пасмурно и с утра шел дождь.

В дождливый период, с 12 июля по 24 июля, когда в среднем в день выпадало по 8,3 мм осадков, слепни не отмечались, но уже 25 июля, в безоблачный день с довольно высокой температурой воздуха (18,5°), слепни появились. Произведенный 26 июля учет дал улов в 135 штук. Этот день был весьма благоприятен для лёта слепней (температура воздуха 20,7°, облачность — 3—4 балла).

Н. Г. Олсуфьев (1937) считает, что слепни являются гелиофильными насекомыми. Наши наблюдения полностью подтверждают этот вывод. Слепни активны только при наличии солнечного освещения.

27 июня был теплый день (21,6°) с редкими облаками. Слепней с утра было очень много. Около лосей вилось от 10 до 20 слепней одновременно (на каждого лося). После 12 часов небо затянулось серыми облаками, стал накрапывать дождь. Слепни сразу же исчезли. Аналогичный случай наблюдался 8 июля. В этот день также было тепло (22,6°), однако было пасмурно и ночью шел дождь. Тяжелые облака покрывали все небо. Слепней не было с самого утра. Около 13 часов проглянуло солнце. Почти сразу же в воздухе появилось большое количество слепней. На задних ногах одного из лосей сидело сразу 10 насекомых и несколько вилось вокруг. Однако солнце проглянуло всего лишь на несколько (3—5) минут и затем снова скрылось за облаками. Уже в течение первой минуты после исчезновения солнца пропали и слепни. Около лося осталось их только одна-две штуки, которые сразу стали очень вялыми и мало активными и тоже очень быстро исчезли.

Мне неоднократно приходилось наблюдать, что слепни нападают на человека только тогда, когда он находится на солнце. Отойдя в тень, человек (а равно и лоси) нападению слепней уже не подвергается.

## Распределение слепней по телу лося

При нападении на животное слепни не садятся куда попало, но выбирают определенные места, наиболее удобные для кровососания. К. А. Бреев (1950), описывая распределение слепней и других кровососов на теле северного оленя, пишет, что толщина кожи не может иметь решающего влияния на распределение слепней по телу оленя. Отрицает он и значение длины волос. Анализируя роль густоты волос и направления их роста, он приходит к выводу, что кровососы предпочитают места с редкими и прилегающими к коже волосами. Однако, по К. А. Брееву, это далеко не основной фактор, определяющий распределение кровососов по телу оленя. К. А. Бреев считает, что кровососы нападают на нижние, затененные части тела северного оленя.

Таблица 4

**Распределение слепней по телу лося**

| Часть тела лося | Длина волос в мм* | Наличие слепней |
|---|---|---|
| Холка . . . . . . | 44—46 | Нет |
| Брюхо . . . . . | 40 | Очень мало |
| Бок у плеча . . . | 22—25 | Мало |
| Задние ноги . . . | 20—12 | Очень много |
| Лоб, щеки . . . | 8—10 | Мало |

* Измерение сделано в августе.

Наблюдения, произведенные над нападением слепней на лося, не позволяют согласиться с таким мнением. Основная масса слепней садится на задние и внутренние части конечностей, хорошо освещенных солнцем, причем не на всю их поверхность. Ноги лося окрашены в светлосерый цвет, резко отличный от темного, коричневого цвета туловища. Граница между этими окрасками проходит по нижней части ляжки. Слепни садятся в особенно большом количестве на задние ноги, начиная от этой границы и до голеностопного сустава, густо облепляя заднюю и внутреннюю часть ноги. Одновременно на сравнительно небольшой участок ноги (20 × 10 см) иногда садится до 20—25 слепней. Слепни садятся также на внутренние и задние части передних ног, от локтевого и до кистевого суставов. Ниже слепни избегают садиться, так как при движении лося они будут здесь сбиваться травой; выше локтевого сустава слепни иногда садятся, но в небольшом количестве.

Слепни избегают садиться также и на внешние стороны ног, так как с этих мест лосю легко согнать насекомых движением головы. Значительно меньше, чем на ногах, бывает слепней на бедрах, плечах и брюхе лося. На спине, а тем более на холке, слепней не бывает совсем. Это безусловно зависит от того, что на указанных местах волосы длиннее, чем на ногах, что, естественно, делает невозможным или крайне затруднительным кровососание.

На голову (на лоб и щеки) лося слепни садятся также довольно редко. Сюда чаще садятся дождевки, которые сосут кровь и из растущих рогов. Объясняется это, повидимому, тем, что сравнительно мелким дождевкам, тело которых как бы «прилипает» к коже лося, гораздо легче здесь удержаться, тогда как слепни стряхиваются отсюда движением головы и ушей, а также ветками молодняков лиственных пород, в которых лоси держатся в это время.

Зависимость нахождения слепней на различных частях тела лося от длины волос на них может быть проиллюстрирована данными табл. 4.

## Изменения в летней биологии лося

Обзор изменений в биологии лося, обуславливаемых деятельностью слепней, целесообразно начать с суточного цикла.

В бесснежное время года, в период отсутствия слепней, суточн

ритм деятельности лося выражен не очень резко. На протяжении суток периоды активности и покоя распределены более или менее равномерно. В период активности лось ходит кормясь, в период покоя он лежит спокойно, спит или пережевывает жвачку. Никакой разницы в поведении лося днем и ночью не наблюдается. В это время общая продолжительность периодов активности и покоя почти равна: в покое 52,9% времени суток, а в активном состоянии 47,1%.

В период массового лёта слепней эти показатели резко изменяются. Лоси больше лежат днем, выходя на кормежку только к вечеру и кормясь всю ночь. В течение суток лось кормился только 39,8% времени, а лежал уже 60,2%.

Аналогичное явление прослежено и для северного оленя (Л. Д. Николаевский, 1948).

Во время лёта слепней сильно меняется и размещение лосей по стациям. Общеизвестно, что лоси в летнее время, спасаясь от жары и гнуса, охотно выходят на реки, озера и тому подобные водоемы. Здесь они находят надежную защиту от докучливых насекомых и, кроме того, достаточные запасы корма в виде водных или болотных растений и прибрежной древесной растительности. Спасаясь от гнуса, лоси нередко уходят на обдуваемые ветром склоны гор или в темные зеленомощные ельники, где во второй половине лета кормятся в значительной степени различными грибами.

Концентрация лосей по берегам рек может сильно изменяться в зависимости от обилия слепней. Так, по данным В. П. Теплова (личное сообщение), за 5 лет (1944—1948) при обследовании двух рек было встречено 27 лосей. В отдельные годы количество их колебалось от 0 до 13 штук, причем наибольшее количество лосей регистрировалось у рек в засушливые годы, отличающиеся большим количеством слепней. В особо дождливые годы, когда слепней было мало, лоси на реках совершенно не встречались. Вообще же в летнее время по берегам рек держится основная масса лосей.

В связи с переходом лосей в долины рек и других водоемов меняется и набор их кормов. Если в «бесслепневое» время лоси в основном кормятся растениями гарей и лиственных молодняков, то теперь в их рационе явно преобладают водные и болотные растения, такие, например, как таволга (Filipendula), осоки (Carex), хвощи (Equisetum), камыш (Scirpus), кувшинка (Nymphaea) и другие растения. Большую роль в питании лосей в это время играет ива, листья и молодые побеги которой очень интенсивно объедаются. В небольшом количестве, но довольно охотно лоси поедают чемерицу (Veratrum album).

## Реакция лосей на нападение слепней

В период массового лёта слепней, когда около каждого лося вьется по 20—40 слепней да столько же еще сидит на его теле, лоси становятся крайне беспокойными и нервными. В это время животные ищут спасения от слепней в болоте или водоемах, ложась в сырой мох или в углубления, наполненные водой. Ложась, лоси стремятся спрятать от укусов слепней в первую очередь ноги. В проточные холодные лесные речки лоси, как правило, ложатся очень неохотно. В такие реки лоси только заходят и начинают «играть» — бить по воде ногами, обрызгивая себя, бегать по воде, сильно расплескивая ее кругом, выскакивать на берег и снова бросаться в воду. Наоборот, небольшие лужи, хорошо прогреваемые солнцем, лоси посещают очень часто и подолгу лежат в теплой воде. Также и дикие лоси стараются для дневной лежки выбрать или тихую мелкую заводь, хорошо прогреваемую солнцем, или старицу реки.

Н. Г. Олсуфьев (1937), характеризуя воздействие слепней на домашних животных, писал: «Слепни настолько жестоко искусывают доступные

им части тела животных..., что вызывают значительную потерю крови при весьма болезненных явлениях в коже в месте укола. Вследствие этого в слепневые дни использование лошадей становится невозможным». Нередко у животных развивается малокровие и связанные с ним болезненные явления. Все сказанное можно отнести и к лосю. В результате укусов слепней участки задних ног лося покрываются мокнущими ранами, достигающими значительных размеров. Раны эти подсыхают и снова открываются при продвижении по кустарнику. Выступающая из ранки жидкость привлекает огромное количество различных двукрылых (мух, слепней, мошек, комаров и т. д.), которые еще больше разъедают раны. Помимо того, что все эти паразиты сосут кровь, они могут занести в ранку инфекцию.

## Заключение

Время массового лёта слепней является одним из наиболее трудных периодов в жизни лося. Сильно досаждая лосям в жаркие дни, кровососущие насекомые могут нанести вред их физическому состоянию и затруднить использование одомашненных лосей для различных работ. Учитывая время активности слепней и их влияние на поведение лосей, приходится признать, что в дневное время работа на лосях производиться не может. Лучшим временем для работы на лосях в тайге летом считается ночные и вечерние часы, начиная примерно с 19 часов и до 5 часов следующего дня. Однако из этих 10 часов лосю должен быть предоставлен определенный минимум времени для отдыха и кормежки. При использовании лосей на ночной работе в дневное время их надо держать в сараях-хлевах, куда доставлять им свежий зеленый корм и воду. Там, где нет возможности использовать сарай, можно применить употребляемые оленеводами дымокуры. Для дымокуров хорошо употреблять березовый трутовик, дающий хороший дым и не разъедающий слизистых оболочек. Из средств, отпугивающих слепней, возможно применение креолина, разведенного в воде, неочищенного скипидара в смеси с керосином и растительным маслом в равных частях и тому подобных пахучих жидкостей. Этими жидкостями можно мазать шерсть лося в местах, наиболее подверженных нападению кровососов.

Необходимо отметить, что меры защиты лосей от гнуса, а в особенности от носового овода, совершенно не разработаны. Это должно явиться предметом внимания зоологов, занимающихся одомашниванием лосей, и охотоведов многих охотничьих хозяйств. Успешное разрешение этого вопроса даст возможность наиболее эффективно использовать лося как транспортное животное в труднопроходимых условиях нашей тайги и в летний период.

## Литература

Абрамов К. Г., 1949. Материалы к распространению, экологии и промыслу лосей Приамурья, Бюлл. Моск. об-ва исп. природы, т. 54 (1).
Бреев К. А., 1950. О поведении кровососущих насекомых и оводов при нападении на северного оленя и ответных реакциях оленей, Паразитол. сб., XII.
Митрофанова Ю. Г., 1951. Материалы к изучению слепней Предуралья, Уч. зап. Молотовск. гос. ун-та, т. VI, вып. 2.
Николаевский Л. Д., 1948. Основы зоогигиены северных оленей, в сб. Северное оленеводство.
Олсуфьев Н. Г., 1937. Слепни, Фауна СССР, т. VII, вып. 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

Oscinella pusilla Meig.
Volga conditions.

# КОРМОВАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ШВЕДСКОЙ МУХИ OSCINELLA PUSILLA MEIG. В УСЛОВИЯХ ЗАВОЛЖЬЯ

**Т. Г. ГРИГОРЬЕВА и А. И. КАРПОВА**

**Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений**

Известно, что годовой цикл развития шведской мухи связан с несколькими кормовыми растениями. Набор повреждаемых мухой злаков и последовательность их смены отдельными поколениями в различных географических областях различны. В северо-западных и центральных областях нечерноземной полосы развитие весеннего поколения мухи проходит на всходах яровых хлебов; летнее поколение развивается в значительной своей части в колосках овса и ячменя, зимующее — преимущественно на всходах озимых. В степной зоне Европейской части Союза весенние поколения развиваются также на всходах яровых и зимующие — на озимых. Одно или два промежуточных летних поколения пристраивают свое потомство на падалице. Такова общая схема.

Совершенно иначе протекает развитие шведской мухи в степных и полупустынных районах сталинградского Заволжья.

Исследования авторов проходили в 1951—1952 гг. в пределах Старо-Полтавского района, главным образом на землях Валуевской опытной мелиоративной станции и совхоза им. Молотова. Директорам этих опытных хозяйств А. Г. Ларионову и П. П. Демьяненко авторы приносят благодарность за содействие в проведении работ.

В связи с крайне жарким и засушливым климатом этих областей, всходы озимых культур осенью здесь часто не появляются, так же как не прорастает и падалица, даже на площадях существующего орошения. Таким образом, ни участки из-под яровых после их уборки, ни озимые не играют здесь сколько-нибудь значительной роли в развитии летних и зимующего поколений шведской мухи и не являются местами ее резерваций в севообороте. Вместе с тем шведская муха Oscinella pusilla Meig. распространена в Заволжье чрезвычайно широко. Местами природных ее резерваций являются злаковые луга в лиманах. Последние представляют характерный элемент ландшафта заволжских частей Сталинградской области. Развитие личинок происходит здесь на преобладающем в лиманных лугах злаке — пырее ползучем (Agropyrum repens) и на дикорастущем житняке (Agropyrum cristatum). Не остаются свободными от заселения O. pusilla Meig. и не освоенные под посевы территории комплексной полупустыни, хотя численность мух здесь и крайне невелика. Единичные экземпляры их регистрируются только на мелких западинках со степной злаковой растительностью и разнотравьем. На суходольных массивах зерновых культур численность O. pusilla Meig. в значительной степени ограничена отсутствием кормовых растений для развития потомства мух, вылетающих с яровых хлебов, так как одновременно с созреванием яровых, а иногда и ранее, злаковая растительность окружающей степени почти полностью выгорает. На орошаемых площадях численность

O. pusilla Meig. значительна, и она является здесь едва ли не основным вредителем зерновых культур.

Развитие двух первых, весенне-летних поколений мухи проходит на всходах яровых пшениц и ячменя; в заметной степени заражаются этими поколениями и дополнительные стебли озимых. Основными резерваторами двух или трех последующих поколений (летне-осенних и зимующего) являются посевы злаковых трав, высеваемых здесь в чистом виде и в смеси с люцерной, а также дикорастущий Agropyrum repens по дамбам оросительных каналов и на злаковых лугах в лиманах, граничащих с полями.

Указанная последовательность смен кормовых растений отдельными поколениями O. pusilla Meig. в течение годового цикла ее развития может быть иллюстрирована табл. 1, составленной на основании двух лет исследований (1951 и 1952 гг.). В таблице обращает на себя внимание еще один интересный факт: не все виды злаков, из числа возделываемых на орошаемых площадях и рассмотренных нами, в равной степени заражаются шведской мухой.

O. pusilla Meig. развивается на всходах ячменя, яровой и озимой пшенице и озимой ржи. В то же время овес практически не заражается ею. В крайне засушливом 1951 г. не было зарегистрировано ни одного случая заражения овса. В 1952 г., исключительно влажном для условий Заволжья, такие случаи были отмечены, однако вылетающие из пупариев мухи в громадном большинстве принадлежали, пользуясь терминологией Селивановой (1948, 1951), к так называемым «переходным формам», более редко — к Oscinella frit L., и только в единичных случаях из пупариев, собранных с овса, была выведена типичная O. pusilla Meig. Полученные данные вполне согласуются с данными Селивановой для исследованных ею районов Воронежской области.

Названным автором установлено, что «O. pusilla Meig. предпочтительно питается ячменем и яровой пшеницей, а овес всегда избегает», почему Селиванова считает возможным присвоить ей название ячменной мушки в противоположность овсяной, представленной O. frit L. и «переходными формами». Вместе с тем другое положение Селивановой (1951) о том, что O. pusilla Meig. неохотно идет на злаковые травы в условиях Заволжья, не подтверждается. Как видно из табл. 1, такие травы, как житняк, пырей бескорневищный и пырей ползучий, очень широко заселяются ею в период, когда всходы зерновых культур на полях отсутствуют. Замечательно, что круг растений из числа зерновых, кормовых и дикорастущих злаков, в которых развивается O. pusilla Meig., ограничен одной ботанической трибой ячменевых. Овес, принадлежащий к другой трибе — овсяных, а из кормовых злаков — овсяница луговая, входящая в трибу овсяницевых, практически O. pusilla Meig не заражаются.

Полученные результаты полевых наблюдений вызвали необходимость экспериментально выяснить возможность развития личинок O. pusilla Meig. в тех видах злаков, которые в природных условиях не заражаются ею или заражаются в очень небольшой степени. Другой вопрос, возникший в результате полевых наблюдений, заключается в том, в какой мере необходима для поддержания жизненности O. pusilla Meig. существующая в природных и хозяйственных условиях Заволжья, а также и в других частях ее ареала последовательная смена кормового растения личинками отдельных поколений. Решение вопроса о том, является ли самый факт смены кормового растения обязательным для поддержания жизненности мухи, представляет большой не только теоретический, но и практический интерес. Положительный ответ на этот вопрос даст возможность направленно регулировать численность вредителя, а следовательно, и бороться с ним.

Исследование обоих этих вопросов производилось в 1952 г. в лабораторном эксперименте на экспедиционной базе Всесоюзного института защиты растений в Заволжье в селе Песчанке, Старо-Полтавского района.

Таблица 1

**Сравнительный запас Oscinella pusilla Meig. на зерновых, кормовых и дикорастущих злаках в условиях орошения**

(Старо-Полтавский район Сталинградской области)

| Поколение | Дата учета | Запас личинок и пупариев на 1 м² посева | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | ветвистая пшеница | твердые яровые пшеницы | мягкие яровые пшеницы | ячмень | овес | озимая рожь | озимая пшеница | житняк | пырей бескорневищный | овсяница луговая | костер безостый | пырей на оросителях | пырей в лимане |
| Перезимовавшее | 25.IV —15.V 1951 | — | — | — | — | — | 4 | 2 | 18—32 | — | 0 | — | — | — |
| „ | „ „ 1952 | — | — | — | — | — | — | — | 2—6 | — | 0—3 | — | 60 | 16 |
| I и II весенне-летние | 10.V —20.VII 1951 | 265 | 256—282 | 50—61 | — | — | — | 66 | — | — | — | — | — | — |
| „ | „ „ 1952 | 87—232 | 66—116 | 26—86 | 40—98 | 1—4 | — | 32 | 4—17 | 8—10 | 0 | 0 | 2—4 | 5 |
| III и IV летне-осенние | 15.VII —25.VIII 1951 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 0 | 0 | 115—155 | — |
| „ | „ „ 1952 | — | — | — | — | — | — | — | 108—272 | 92—392 | 0—3 | 0—1 | 54—112 | 8—44 |
| IV и V, идущие на зимовку | 25.VIII—28.IX 1951 | — | — | — | — | — | Всходы осенью не появились | | — | — | — | — | 17 | 27 |
| „ | „ „ 1952 | — | — | — | — | — | 0 | 0 | 0—8 | 0—4 | 0—2 | — | 20—56 | 7—10 |

Воспитание O. pusilla Meig. в полевой лаборатории проходило на следующих видах злаков: ячмене, яровой и озимой пшенице, озимой ржи, овсе, житняке, пырее ползучем и овсянице луговой. Не все опытные серии удалось провести в течение всего вегетационного периода, так как лабораторное воспитание шведки очень трудоемко. В качестве показателей жизненности были взяты плодовитость самок и выживаемость потомства.

Плодовитость и выживаемость потомства шведской мухи, полученные в лаборатории, не могут быть отождествлены с таковыми в природной обстановке и, несомненно, несколько снижены. Однако, так как мухи всех серий воспитывались в равных условиях, сопоставление указанных показателей возможно.

Исходным материалом для всех опытов служили пупарии шведской мухи, собранные в апреле из природы с пырея (Agropyrum repens). Вылетавшие из пупариев O. pusilla Meig. отсаживались в стеклянные садки — стекла от фонарей «Летучая мышь». Верхнее, более узкое отверстие садка обвязывалось батистом, более широким концом садок укреплялся в почве цветочного вазона со всходами того или другого злака. Посев растений проводился заранее и с таким расчетом, чтобы к моменту вылета мух всходы находились в фазе выхода второго листа; под каждым садком оставлялось не более восьми-десяти всходов. Мухи подкармливались 5%-ным водным раствором глюкозы, которым смачивался комочек ваты, наклеиваемый на стенку садка с внутренней стороны. Осмотр растений под садком, смена свежего раствора глюкозы и подсчет отложенных яиц проводились через каждые пять дней на протяжении всего периода жизни самок. При наличии на растениях при их осмотре яиц садок с мухами переносился на другой вазон с незараженными всходами в той же фазе выхода второго листа. Растения с яйцекладками мухи сохранялись для наблюдения за развитием личинок. Для каждого вида растения имелось не менее трех садков, в каждом из них воспитывалось две или три пары мух (две самки и два самца или три самки и три самца), и только в отдельных случаях (при недостатке живого материала) в садке воспитывалась одна пара мух.

Продолжительность жизни взрослых мух в садках обычно не превышала 30—35 дней (редко 40—50 дней).

Продолжительность развития здесь же предимагинальных стадий (от начала яйцекладки до вылета первой мушки) колебалась по отдельным поколениям от 18 до 25 дней. Вскрытие зараженных растений для выборки из них пупариев проводилось перед началом вылета мух каждого из четырех поколений, целиком развившихся в садках, личинки пятого поколения оставлены на зимовку в стеблях.

Плодовитость определялась подсчетом яиц, отложенных мухами в течение всей жизни на одном виде злака, и пересчитывалась на одну самку. Выживаемость потомства устанавливалась по количеству личинок третьего возраста и пупариев, обнаруженных при вскрытии зараженных растений. Воспитание O. pusilla Meig. указанным методом проводилось на протяжении пяти поколений с мая по октябрь.

Одновременно с опытами по воспитанию мух на каком-либо одном из перечисленных выше злаков был, кроме того, заложен опыт в целях экспериментальной проверки наличия избирательной яйцекладки O. pusilla Meig. Для этого в большом садке со стеклянными стенками и верхом и деревянным дном были высеяны ячмень, яровая пшеница, овес и овсяница. С появлением всходов в фазе выхода второго листа в садок были выпущены мухи O. pusilla Meig. второго весеннего поколения. Как видно из табл. 2, большинство яиц было отложено ими на ячмень и яровую пшеницу.

Таблица 2

**Избирательная яйцекладка Oscinella pusilla Meig. в условиях свободного выбора растений (20.VI—2.VII)**

| Культура | Отложено яиц на 50 растениях | | Развилось пупариев | |
|---|---|---|---|---|
| | абс. | в % к количеству яиц на ячмене | абс. | в % от числа яиц |
| Ячмень | 90 | 100 | 40 | 44,1 |
| Яровая пшеница | 88 | 97,7 | 46 | 51,9 |
| Овес | 9 | 10,0 | 0 | 0 |
| Овсяница | 4 | 4,4 | 0 | 0 |

Овес и овсяница были заражены яйцами крайне слабо. Несколько иная картина наблюдалась в тех случаях, когда мухи воспитывались без возможности выбора кормового растения в садке с каким-либо одним видом злака (табл. 3).

Таблица 3

**Сравнительное количество яиц, отложенное одной самкой Oscinella pusilla Meig. на разные виды злаков при отсутствии свободного выбора их**

| | Виды злаков | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | ячмень | яровая пшеница | житняк | пырей | овес | овсяница |
| Среднее количество яиц, отложенное одной самкой . . . . . . . . . | 11,7 | 11,1 | 9,4 | 7,3 | 5,2 | 3,9 |
| Количество яиц, отложенное одной самкой, в % к количеству их на ячмене . . . . . | 100 | 94,8 | 80,3 | 62,4 | 44,4 | 33,3 |

В этом случае и на овес и на овсяницу мухами было отложено уже значительно большее количество яиц. Однако на ячмене и яровой пшенице яйцекладка шведской мухи, так же как и в первом опыте, была наиболее интенсивной. Житняк и пырей ползучий по количеству отложенных на них яиц занимали промежуточное место.

В связи с изложенным, большой интерес представляют анализы на зараженность шведской мухой овса в посевах вико-овсяной и горохово-овсяной смеси, высеянных в качестве зеленого удобрения под озимые осенью 1952 г. На появившихся в сентябре всходах овса была отмечена интенсивная яйцекладка O. pusilla Meig. Число растений с яйцекладками мух достигало 36%.

Таким образом, результаты полевых и лабораторных исследований устанавливают одну и ту же зависимость: при практическом отсутствии избираемых O. pusilla Meig. видов злаков, она может откладывать яйца и на обычно ею избегаемые, в частности на овес и овсяницу. Какова же судьба потомства, вышедшего из яиц, отложенных на эти злаки?

Оказывается, что развитие потомства O. pusilla Meig. обеспечивается на овсе и овсянице в очень слабой степени, так как большинство личинок гибнет в самый начальный период развития внутри стеблей этих растений (табл. 1 и 4). Опыты по воспитанию O. pusilla Meig. на овсе и овсянице удалось довести только до второго поколения, так как потомство третьего поколения на них получено не было. Из всех злаков, имеющихся в опыте, мухи весеннего поколения предпочитали для яйцекладки ячмень, на нем же и выживаемость личинок была наиболее высока. В то же время на житняке и особенно на пырее выживаемость потомства мух первого и второго весенних поколений была значительно ниже. Существенно подчеркнуть, что в последнем случае имело место бессменное питание личинок на одном и том же виде кормового растения — пырее (Agropyrum repens) не только двух весенних поколений, но также и зимовавшего. Тем же, очевидно, можно объяснить и низкую выживаемость личинок, питавшихся на житняке, который относится, как известно, к тому же роду Agropyrum (табл. 4).

Одновременно проведенные опыты с переменой кормового растения во втором поколении приводили к повышению плодовитости мух и выживаемости потомства. Последнее может быть иллюстрировано табл. 5.

Таблица 4

**Плодовитость Oscinella pusilla Meig. и выживаемость ее потомства на различных злаках**

| Кормовое растение личинок первого и второго поколений * | Первое поколение, 8. V — 10. VI | | | Второе поколение, 12.VI — 10.VII | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | число мух в опыте | плодовитость в среднем на 1 самку | выжившее потомство 1 самки | число мух в опыте | плодовитость в среднем на 1 самку | выжившее потомство 1 самки |
| Ячмень | 8♀ 8♂ | 11,7 | 6,9 | 12♀12♂ | 8,8 | 4,3 |
| Яровая пшеница | 10♀10♂ | 11,1 | 5,0 | 13♀13♂ | 8,7 | 3,7 |
| Житняк посевной | 7♀ 7♂ | 9,4 | 2,6 | 5♀ 5♂ | 9,5 | 2,2 |
| Пырей ползучий | 7♀ 7♂ | 7,3 | 1,5 | 5♀ 5♂ | 6,0 | 1,2 |
| Овес | 19♀19♂ | 5,2 | 0,5 | 2♀ 2♂ | 0 | 0 |
| Овсяница луговая | 10♀10♂ | 3,9 | 0,4 | 3♀ 3♂ | 2,3 | 0,2 |

* Кормовое растение личинок перезимовавшего поколения — пырей.

Таблица 5

**Плодовитость Oscinella pusilla Meig. во втором поколении при питании одним видом злака и при его смене**

| Кормовое растение личинок | | Плодовитость мух и выживаемость потомства второго поколения | |
|---|---|---|---|
| первого поколения | второго поколения | отложено яиц в среднем на 1 самку | потомство 1 самки |
| Яровая пшеница | Яровая пшеница | 8,7 | 3,7 |
| „ „ | Ячмень | 10,3 | 5,5 |
| Яровая пшеница и ячмень | Яровая пшеница | 12,0 | 3,8 |
| Ячмень | Ячмень | 8,8 | 4,3 |
| „ | Овес | 11,2 | 0 |

Как видно из табл. 5, плодовитость мух заметно повышается при пересадке их с яровой пшеницы (первое поколение) на ячмень (второе поколение) или с ячменя (первое поколение) даже на овес (второе поколение). В первом варианте на ячмене повысилась также и выживаемость личинок второго поколения. Заслуживает внимания также и тот факт, что наиболее высокий подъем плодовитости мух второго поколения отмечен в садке с яровой пшеницей, где были объединены мухи, воспитываемые в первом поколении на разных кормовых растениях (ячмене и яровой пшенице).

Последующее воспитание летне-осенних поколений мух (третье-пятое) с июля по сентябрь продолжалось, с одной стороны, в неизменных условиях кормового режима только на яровой пшенице или только на ячмене и параллельно в условиях последовательной смены (по поколениям) их обычных в природе кормовых растений. Данные о плодовитости мух при неизменном развитии личинок на яровой пшенице и ячмене, сопоставленные с плодовитостью их при пересадке на другое кормовое растение с четвертого поколения, приведены на рис. 1.

Из этих данных видно, что бесменное воспитание мух из поколения в поколение только на ячмене или только на яровой пшенице приводит к падению плодовитости мух, которое особенно резко проявляется к периоду развития пятого поколения. Если в первом поколении плодовитость одной самки составляла 11,1 яйца, во втором — 8,7, в третьем —

6,2, в четвертом — 6,8, то в пятом поколении она резко снизилась до 0,8 яйца. Более сильное снижение плодовитости мух в третьем поколении по сравнению с четвертым (рис. 1), находится, очевидно, в связи с высокими температурами воздуха (до 35—38°) в период развития этого поколения, угнетавшими размножение мухи. На ячмене плодовитость мухи на протяжении всех четырех поколений была несколько выше, чем на яровой пшенице, но в пятом поколении она свелась также к единичным экземплярам. На рис. 2 приводится плодовитость последовательных поколений мух при смене кормового растения в пятом поколении.

Данные, приведенные на рис. 2, указывают на резкое повышение плодовитости мух, бессменно питавшихся на протяжении четырех генераций

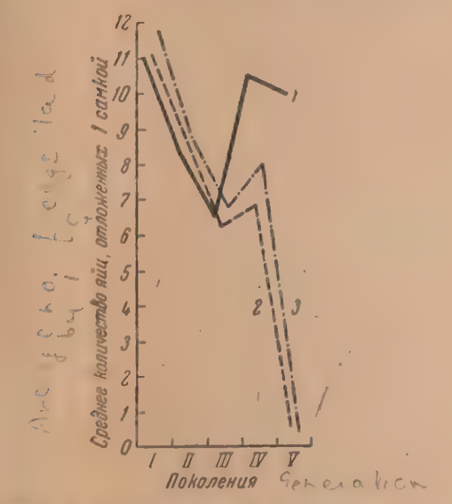



Рис. 1. Плодовитость O. pusilla Meig. в различных условиях питания.

1 — при питании личинок I, II и III поколений на яровой пшенице, IV — на пырее, V — на озимой пшенице; 2 — при питании личинок пяти поколений только на яровой пшенице; 3 — при питании личинок пяти поколений только на ячмене

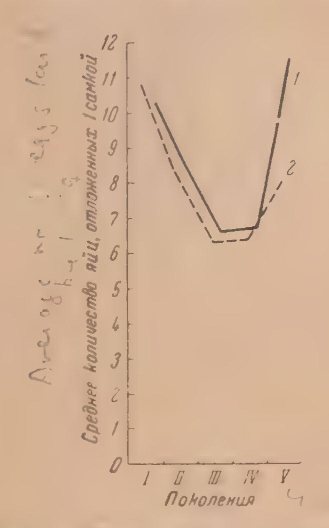



Рис. 2. Плодовитость O. pusilla Meig. при изменении условий питания личинок отдельных ее поколений

1 — плодовитость мух V поколения, пересаженных с яровой пшеницы на озимую рожь; 2 — плодовитость мух V поколения, пересаженных с яровой пшеницы на озимую пшеницу

только на яровой пшенице, при пересадке их в пятом поколении на озимую рожь или озимую пшеницу.

Переходя к анализу выживаемости потомства, надо отметить, что заметное снижение ее при бессменном питании личинок на одной и той же культуре наблюдалось во втором поколении как на ячмене, так и на яровой пшенице. В последующих третьем и четвертом поколениях выживаемость потомства на этих культурах оставалась без резких колебаний, примерно на одном и том же уровне. Потомство пятого поколения при бессменном питании было единично. В то же время замена яровой пшеницы пыреем в четвертом поколении после воспитания трех предыдущих поколений на яровой пшенице повысила выживаемость с 3,8 потомка на одну самку в третьем поколении до 6,2 потомка в четвертом поколении и до 6,8 — в пятом поколении на озимой пшенице (рис. 3).

Кроме того, бессменное питание личинок O. pusilla Meig. на одном виде злака (ячмень) сопровождалось значительным измельчением размеров насекомого. Глазомерное сопоставление мух и пупариев первого поколения с таковыми же пятого поколения показывает, что первые примерно в полтора раза крупнее последних.

Набор и последовательность злаков, заселяемых в течение годового цикла мухой, есть результат длительного приспособления ее к местным природным и хозяйственным условиям. В связи с этим находит свое объяснение отмеченное в полевых условиях сравнительно слабое заражение пырея и житняка мухами весеннего поколения, перезимовавшими на указанных растениях, и концентрация яйцекладки их в этот период на всходах яровых злаков, несмотря на то, что отрастающие в это время пырей и житняк имеют достаточное количество молодых побегов, пригодных для заражения мухой. С другой стороны, мухи, вылетающие с посевов яровых в июле и августе, переселяются на посевы злаковых трав и в сильной степени заражают их, а также дикорастущий пырей (Agropyrum repens) (табл. 1).

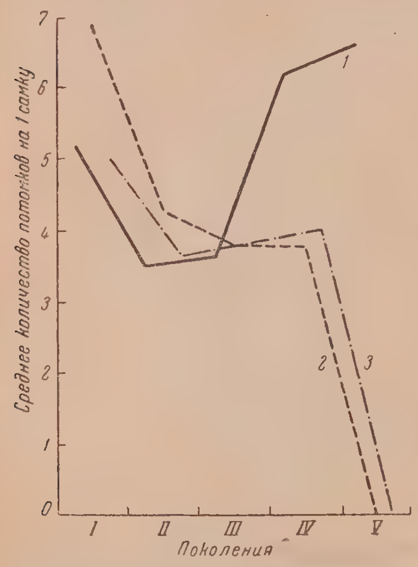


Рис. 3. Выживаемость потомков O. pusilla Meig. при однотипном и сменном питании в течение пяти поколений

*1* — при питании личинок I, II и III поколений на яровой пшенице, IV — на пырее, V — на озимой пшенице; 2 — при питании личинок пяти поколений только на ячмене; 3 — при питании личинок пяти поколений только на яровой пшенице

Установленные факты повышения жизненности шведской мухи при сменном кормовом режиме нуждаются еще в дальнейшей расшифровке и обосновании. В частности, большой интерес представляет сопоставление полученных данных с биохимическим составом различных видов злаков в разные сроки их посева, а также расширение круга показателей для характеристики жизненности мух.

Вместе с тем уже полученные данные дают основание считать, что повышение жизненности мух при сменном питании, очевидно, не только результат закрепленной ритмики питания, но и проявление требования организма к смене условий питания.

Полученные данные о кормовой специализации шведской мухи могут найти практическое применение и послужить обоснованием к направленному снижению численности и вредоносности мух в полевых условиях путем соответствующего подбора культур. Последнее приобретает особенно важное значение для вновь осваиваемых севооборотов в лиманах, где вредоносность шведской мухи очень высока. С другой стороны, в условиях правильного орошения подавление вредоносности мухи может пойти путем соответствующего размещения зерновых культур в севообороте. Задача заключается в том, чтобы предпочитаемые вредителями яровые и озимые злаки высевались в сочетании с избегаемыми ею кормовыми травами (овсяница луговая, костер безостый) и, наоборот, сильно повреждаемые злаки (житняк, пырей безкорневищный) были бы сконцентрированы в таком севообороте, где посевы овса превалируют над посевами яровой пшеницы и ячменя.

Вопрос о том, насколько быстро пойдет приспособление шведской мухи в условиях преобладания в севообороте мало пригодных для ее развития злаков, остается пока невыясненным. Не исключена возможность постепенного приспособления мух к питанию на овсе, овсянице, костре и других, обычно избегаемых ею растениях при постоянном присутствии их в севообороте.

Кроме того, большое значение для снижения жизненности, а отсюда и вредоносности шведки будет иметь уничтожение диких злаков, особен-

но пырея (Agropyrum repens), в массе произрастающего по дамбам оросительных каналов. Это может быть достигнуто путем замены постоянных оросителей временными, а также путем уничтожения злаковой растительности на дамбах главных распределительных каналов с помощью гербисидов.

## Заключение

Изложенные результаты исследований кормовой специализации шведской мухи (O. pusilla Meig.) входят в серию работ, опубликованных за последние два-три года по вопросам о возникновении у насекомых кормовых адаптаций, а также о влиянии сменного питания на их жизненность (Смирнов и Келейникова, 1950; Смирнов и Чувахина, 1952; Дмитриев, 1951; Рубцов, 1952; Кузнецов, 1952). В большей части этих работ объектами исследований служили тли; тем интереснее сходство реакций, которые были установлены нами применительно к другому объекту — мушке O. pusilla Meig.

Нам представляется, что выбор кормового растения мухой, а также возможность и успех питания на нем личинок осуществляется в результате взаимодействия двух противоположных тенденций. Первая из них определяется присущей виду консервативностью приспособления и проявляется в том, что круг заражаемых O. pusilla Meig. растений ограничен одной ботанической трибой ячменевых. Вторая, прямо противоположная первой, тенденция проявляется в необходимости смены кормовых растений O. pusilla Meig. в течение годового цикла ее развития. Повышение жизненности популяции, наблюдаемое при сменном корме, согласно положениям Т. Д. Лысенко (1949), есть, очевидно, результат смены условий обмена веществ.

Совершенно очевидно, что последовательность смен кормовых растений, а в известных пределах и их набор в различных частях ареала O. pusilla Meig., могут и должны изменяться соответственно природным и хозяйственным условиям каждого конкретного района или зоны, к которым шла адаптация мухи.

Зарегистрированные (хотя и единичные) случаи развития O. pusilla Meig. на овсе показывают, что не исключена возможность приспособления мухи к заражению овса, но, очевидно, только в том случае, когда возможность развития летне-весенних поколений на пшенице и ячмене будет исключена. Вопрос этот, имеющий большую практическую важность, требует дальнейших исследований, тем более, что с овса в громадном большинстве случаев вылетают так называемые «переходные формы» и O. frit L. До какого-то предела при питании шведки разными растениями смена их, как можно предполагать, будет повышать жизненность организма, но при большом отличии свойств кормовых растений от обычно используемых насекомым могут наступить либо угнетение или частичная гибель популяции, либо качественные изменения, обеспечивающие приспособление вида к новым условиям существования.

Мы считаем нужным подчеркнуть, что кормовая специализация O. pusilla Meig., очевидно, выработалась в результате длительной сельскохозяйственной деятельности человека. До конца понятая, она сможет, следовательно, регулироваться им в его же интересах.

### Литература

Дмитриев Г. В., 1951. О пищевой специализации и возникновении биологических форм у насекомых, Агробиол., 4.
Кузнецов В. И., 1952. Вопросы приспособления чешуекрылых к новым пищевым условиям, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, XI.
Лысенко Т. Д., 1949. Трехлетний план развития общественного колхозного и совхозного продуктивного животноводства и задачи сельскохозяйственной науки, Агробиол., 3.

Рубнов И. А., 1952. О возникновении приобретенных в онтогенезе пищевых реакций, Усп. совр. биологии, XXXIV, 1(4).
Селиванова С. Н., 1948. О расовом составе шведской мухи и его роли в повреждении яровых культур, Тр. Воронеж. станции защиты растений, XIII. — 1951. Экологические особенности шведской мухи, Зоол. журн., XXX, 6.
Смирнов Е. С. и Келейникова С. И., 1950. Изменение жизненности и наследование приобретенных признаков у Neomyzus circumflexus Buckt. (Aphididae), Зоол. журн., XXIX, 1.
Смирнов Е. С. и Чувахина З. Ф., 1952. Возникновение наследственной адаптации к новому кормовому растению у Neomyzus circumflexus Buckt. (Aphididae), Зоол. журн., XXXI, 4.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# МАТЕРИАЛЫ ПО ТРИПСАМ, ВРЕДЯЩИМ СЕМЕНАМ ОДУВАНЧИКОВЫХ РАСТЕНИЙ В УЗБЕКИСТАНЕ

В. В. ЯХОНТОВ и Л. Н. СТОВИЧЕК

Кафедра энтомологии Ташкентского сельскохозяйственного института

Результаты работ авторов в Узбекистане (в Ташкентской области) показали, что трипсы (отряд Thysanoptera), в огромном количестве заселяющие цветущие корзинки различных видов одуванчиков (Taraxacum Wigg.), оказывают большое отрицательное влияние на количество и качество семян этих растений, особенно если растения находятся в значительном количестве поблизости одно от другого. Заросли одуванчиков привлекают трипсов. Отдельные плантации крым-сагыза (Taraxacum megalorhizon Hand.-Mzt.) даже с мощными, хорошо развитыми розетками из-за трипсов почти полностью прекращают плодоношение.

Взрослые трипсы своим сосанием губят цветы. При массовом появлении трипсов корзинки развиваются очень слабо или даже совсем не развиваются, лепестки цветов скручиваются, буреют и приобретают измятый вид. В начальный период выхода растений из состояния летнего покоя взрослые трипсы высасывают соки из молодых листочков розетки, что при массовом повреждении может также иметь некоторое значение в смысле общего ослабления растения. В местах питания трипсов на листьях участки тканей листа обесцвечиваются вследствие потери хлорофилла и отмирают (рис. 1). Еще больший вред приносят личинки трипсов, высасывающие завязи и таким образом ослабляющие, а иногда и губящие семена полностью. Ослабление семян ведет к уменьшению их веса, заметно снижает их всхожесть и резко повышает их заболеваемость, вызываемую грибными и бакте-

Рис. 1. Повреждение листьев крым-сагыза трипсами

риальными организмами. Влияние трипсов на семенную продукцию крым-сагыза иллюстрирует табл. 1.

Таблица 1

**Анализ семян крым-сагыза, зараженных и не зараженных трипсами (в %)**
(Сбор семян в сентябре 1941 г., анализ в апреле 1942 г.)

| Семена | Здоровых семян | | Пустых семян | | Со | „Хозяйственная годность" | Энергия прорастания | Всхожесть | Заболеваемость проростков |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | количество | вес | количество | вес | вес | | | | |
| Не зараженные . . . . | 84,3 | 96 | 15,7 | 3,5 | 0,5 | 78,20 | 60,0 | 86,5 | 5,0 |
| Среднее заражение трипсами по 30 экз. на одну корзинку . . . . . . | 62,1 | 77,8 | 37,9 | 17,1 | 5,1 | 51,73 | 62,5 | 66,5 | 10,5 |
| Заражение трипсами по 200—300 экз. на одну корзинку . . . . . . | 0 | 0 | 100 | 100 | — | 0 | — | 0 | — |

Из табл. 1 видно, что при почти равной энергии прорастания всхожесть семян, полученных с зараженных трипсами корзинок, даже при умеренном заражении, уменьшилась на 20%, при массовом же заражении наступала полная потеря всхожести. (Энергия прорастания, всхожесть и «хозяйственная годность» определялись по методике, установленной контрольно-семенной лабораторией бывш. Всесоюзного института каучуконосов). На одуванчиках и в том числе на крым-сагызе в Ташкентской области авторы обнаружили следующие пять видов трипсов: 1) Taeniothrips frici Uzel., 2) Thrips taraxaci Jakh. (sp. n.), 3) Thrips tabaci Lind., 4) Haplothrips reuteri Karny., 5) Haplothrips sp.

Последние три вида очень малочисленны, а это позволяет полагать, что они являются более или менее случайными посетителями одуванчиков, залетая на них с окружающих растений. Вредителями одуванчиков оказались только T. frici Uzel. и Th. taraxaci Jakh. Так как последний вид до сего времени не был описан и является новым для системы Thysanoptera, ниже приводится его описание.

## Thrips taraxaci sp. nova

Похож на Thrips physarus L., но отличается от него рядом признаков; в частности, у нового вида число щетинок на задней жилке передних крыльев меньше, короче щетинки на задних боковых углах переднегруди, а также заднекрайние щетинки IX и X сегментов брюшка; длина третьего и шестого члеников усиков у нового вида варьирует; в среднем меньше число крепких щетинок на костальной жилке передних крыльев; средняя величина тела Th. taraxaci значительно крупнее. Личинки Th. physarus и Th. taraxaci резко отличаются друг от друга по окраске и по соотношению размеров частей тела.

Самка. Окраска тела темнобурая, голени передних ног и лапки всех ног желтобурые; третий членик усиков, основная половина четвертого членика и основание пятого членика буровато-желтые; передние крылья сильно, а задние очень слабо затемнены на всем протяжении. Голова поперечная, длина ее меньше ширины в 1,18—1,5 раза; третий и шестой членики усиков очень незначительно отличаются по размеру; нередко шестой членик несколько длиннее третьего и наоборот; часто длина этих члеников одинаковая; длина члеников усиков: второй 37—41 $\mu$, третий 46—55 $\mu$, четвертый 44—49 $\mu$, пятый 21 — 30 , шестой 48—55 $\mu$, седьмой 17—20 $\mu$; трихомы третьего и четвертого члеников усиков парные, длинные; третий (концевой) членик максиллярных

щупалец длиннее остальных; длина первого членика 11—12 μ, второго 7—8 μ, третьего 14—18 μ; интероцеллярные щетинки короткие, на недостаточно просветленных экземплярах мало заметные, но длиннее щетинок постокулярного ряда. Переднегрудь значительно у́же крылогруди, длина ее в 1,25—1,6 раза менее ширины, чаще отношение длины переднегруди к ее ширине 1 : 1,45—1 : 15; на задних углах переднегруди расположено по паре длинных щетинок (60—80 μ, чаще 60—72 μ и очень редко — более 78 μ). Крылья хорошо развиты; костальная жилка передних крыльев с 22—24 крепкими щетинками, семь-восемь из которых, находящиеся в дистальной части крыла (кроме предвершинной, слабо развитой щетинки), длиннее остальных; тонкие щетинки по заднему краю крыла значительно длиннее в его вершинной трети; передняя жилка передних крыльев с тремя дистальными и семью-восемью базальными щетинками; на задней жилке передних крыльев 11—14 (чаще 11 или 12) щетинок (рис. 2). Длина заднекрайних щетинок IX сегмента брюшка 122—142 μ, (чаще 133—135 μ); длина боковых щетинок IX сегмента 144—158μ; длинные щетинки X сегмента брюшка 111—133 μ; длина яйцеклетки 233—256 μ; длина тела 1,1—1,4 мм.

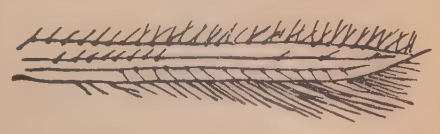


Рис. 2. Крыло Th. taraxaci Jakh. (схема)

С а м е ц. Окраска тела такая же, как и у самки; первый членик усиков затемнен значительно сильнее второго; расположение щетинок на передних крыльях соответствует расположению их у самки; щетинки, сидящие на задних углах переднегруди,— 45—66 μ; на тергитах третьего-седьмого сегментов брюшка имеются удлиненные светлые площадки с закругленными краями; боковые части penis заостренные, загнуты кверху; длина тела 0,86—0,98 мм.

Л и ч и н к а (второй стадии) грязно-желтоватая; глаза мелкие, темные (у живых — красные); красный пигмент на теле отсутствует. Длина головы значительно больше ширины; первый членик усиков заметно шире второго, четвертый — самый длинный, третий — менее чем в 1,2 раза короче четвертого, с узким стебельком (рис. 3). Длина члеников усиков: первый 11—13 μ, второй 23—28 μ, третий 35—48 μ, четвертый 40—55 μ, пятый 11—13 μ, шестой 22—23 μ; ширина (в самой широкой части): первого 29—30 μ, второго 24—26 μ, третьего 26—28μ, четвертого 23—25μ, пятого 13—14 μ, шестого 9—10 μ (рис. 3). Щетинки на задних углах переднегруди очень короткие — 22—27 μ, щетинки на боках VIII и IX сегментов брюшка 44—50 μ, на боках X сегмента щетинки приблизительно такой же длины; длина головы 90—110 μ, ширина 89—99μ; длина переднегруди 140—155 μ; средне- и заднегрудь примерно одинаковой длины — от 125 до 144 μ каждая; общая длина члеников брюшка 750—840 μ; длина тела личинки 1,25—1,4 мм.

Рис. 3. Усик личинки Th. taraxaci Jakh. (схема)

Я й ц о белое, полупрозрачное, бобовидное, обычная величина от 256 до 310 μ, максимальная — 335 μ.

Оба названных вида трипсов, вредящие одуванчикам в Узбекистане, зимуют в имагинальном состоянии; при этом зимуют только взрослые, оплодотворенные самки, самцы же в начале зимы (декабрь, конец цветения крым-сагыза) погибают. Методом массовых почвенных проб, взятых с различных глубин как на плантациях крым-сагыза, так и в их окружении, с дальнейшим применением термоэклектора, выявлено, что T. frici Uzel. залегает на зимовку в поверхностном слое почвы близ питающих растений, Th. taraxaci Jakh.— под опавшей листвой деревьев, около древесных насаждений, окружающих поля.

Таблица 2

**Средняя суточная температура (в °С) и осадки (в мм) в первой и второй декадах апреля**

| Показатели | 1.IV | 2.IV | 3.IV | 4.IV | 5.IV | 6.IV | 7.IV | 8.IV | 9.IV | 10.IV | 11.IV | 12.IV | 13.IV | 14.IV | 15.IV |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **1942 г.** | | | | | | | | | | | | | | | |
| Температура воздуха | 8,0 | 9,4 | 15,9 | 18,4 | 13,0 | 13,2 | 15,8 | 11,4 | 10,8 | 19,4 | 8,5 | 9,4 | 9,3 | 8,4 | 10,2 |
| Температура почвы на глубине 5 см | 11,8 | 11,5 | 12,0 | 18,0 | 14,0 | 13,4 | 13,4 | 14,6 | 14,4 | 13,4 | 13,3 | 12,8 | 11,7 | 12,0 | 11,6 |
| Осадки | — | — | — | — | 19,0 | 0,8 | 0,4 | — | 0,2 | 2,3 | 10,4 | 0,1 | 4,0 | — | — |
| **1943 г.** | | | | | | | | | | | | | | | |
| Температура воздуха | 6,8 | 8,5 | 11,5 | 13,0 | 12,6 | 14,7 | 15,8 | 18,1 | 16,8 | 13,2 | 11,0 | 12,2 | 15,4 | 18,4 | 17,4 |
| Температура почвы на глубине 5 см | 10,3 | 10,8 | 11,8 | 13,8 | 12,8 | 15,8 | 16,2 | 17,1 | 17,7 | 14,4 | 13,8 | 12,7 | 15,6 | 17,0 | 19,0 |

Оба вида трипсов пробуждаются после зимовки в первой половине апреля. Период пробуждения трипсов совпадает с началом массового цветения диких видов одуванчиков (Taraxacum vulgare Schrank., Taraxacum wallichii D. C., Taraxacum monochlamydeum Hand.-Mzt.) в солнечных местах. В это время у взятого в посевы крым-сагыза приближается период массовой бутонизации и появляются первые одиночные цветы. В 1942 г. трипсы были обнаружены на плантациях крым-сагыза 7 апреля (причем не было уверенности, что это был первый день их появления). В 1943 г. Th. taraxaci Jakh. появился на плантациях 12 апреля сразу в значительном количестве после ненастных дней 10—11 апреля (табл. 2), а 15 апреля количество трипсов этого вида в отдельных зацветших корзинках крым-сагыза стало уже массовым.

Th. taraxaci Jakh. заселяет одуванчики на несколько дней ранее, чем T. frici Uzel. Первое появление T. frici Uzel. отмечено на растениях в 1943 г. 17 апреля.

Оба трипса принадлежат к многоядным видам. Сразу после весеннего пробуждения трипсы, кроме крым-сагыза, заселяют цветы диких видов одуванчиков, к которым они, очевидно, главным образом и были приурочены до завоза в Узбекистан крым-сагыза. Крым-сагыз, однако, трипсы предпочитают диким одуванчикам как в ранне-весеннее время, так и в течение всего сезона. Уже с самого начала цветения крым-сагыза в его цветах трипсы насчитывались десятками; в это же время в цветах диких видов одуванчика, растущих поблизости от плантаций крым-сагыза, отмечались лишь отдельные экземпляры (не более восьми на корзинку).

Плантации крым-сагыза определенно концентрируют на себе вредителя. Количество трипсов на диких видах одуванчика уже с весны заметно уменьшается по мере удаления от плантаций. Например, в половине апреля 1943 г. в непосредственном соседстве с плантациями крым-сагыза на 10 произвольно взятых цветущих корзинках дикого

одуванчика оказалось 43 экз. трипсов, в среднем по 4,3 экз. на соцветие; в 1,5 км от плантации на 10 произвольно взятых корзинках было обнаружено только 4 экз. трипсов, т. е. в среднем по 0,4 экз. на соцветие, и в 7 км от плантаций на 10 корзинках было обнаружено 2 экз. трипсов (оба на одном растении), т. е. в среднем только 0,2 экз. на соцветие.

Оба вида трипсов пробуждаются после зимовки с развитыми половыми продуктами, и яйцекладка начинается сразу же после заселения

Рис. 4

*А* — обертка цветка крым-сагыза с яйцами трипсов: *1* — экскременты, *2* — яйца, *3* — повреждения; *Б* — яйца трипсов

растений. В 1942 г. 7 апреля уже шла яйцекладка, в 1943 г. первые яйца Th. taraxaci Jakh. были отмечены 13 апреля и первые яйца T. frici Uzel. — 17 апреля.

Пиловидным яйцекладом трипсы пропиливают эпителий обертки цветущей корзинки и под него откладывают яйца, затем ранка затягивается, и яйцо развивается в живой ткани растения (рис. 4). В одной кладке бывает до 12, в обычных случаях — до 10 яиц. Как правило, яйца не примыкают вплотную одно к другому, и для каждого яйца самка делает отдельный укол. Над каждым яйцом образуется отдельный явственный бугорок (рис. 4). Чаще яйца располагаются выпуклой стороной к черешку листа обертки или под некоторым углом к черешку; размещаются они рядами или группами (рис. 5). Иногда яйца откладываются и поодиночке.

Яйца трипсов появляются в корзинках одуванчиков уже в первые часы после их раскрытия. Количество яиц в корзинке по мере цветения

резко и быстро увеличивается, что в значительной мере объясняется залетами новых самок. Например, 9 июля 1942 г. в первый час после открытия корзинок крым-сагыза, когда зацвели цветы только первого круга, в листовой обертке было отмечено от 1 до 24 яиц, в среднем по 10,8 яйца на корзинку; и в тот же день в корзинках, заканчивающих цветение (в последний, четвертый день цветения), причем эти корзинки находились в тех же условиях, по соседству с вновь зацветшими, оказалось уже от 168 до 273 яиц, в среднем по 208,5 яйца на корзинку.

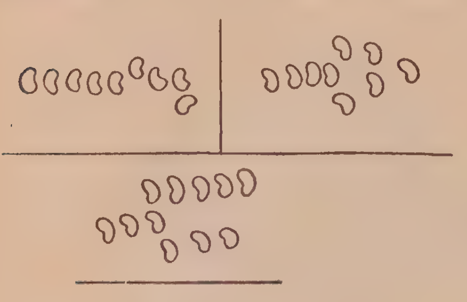


Рис. 5. Кладки яиц Th. taraxaci Jakh.

Инкубационный период яиц продолжается от трех до пяти дней. Перед отрождением через эпидермис обертки и хорион яйца просвечивают красные глаза личинки. Белые, полупрозрачные личинки трипсов медленно выползают на внутреннюю поверхность обертки. Ко времени отрождения личинок корзинка закрывается (продолжительность цветения корзинки крым-сагыза три-четыре дня), и находящиеся внутри закрытых корзинок личинки питаются завязями. Количество трипсов на цветах крым-сагыза ранней весной (со времени отрождения трипсов с измовки) постепенно возрастает, что объясняется, повидимому, неодновременным выходом вредителей из мест зимней спячки и перелетом с сорнякового окружения плантаций, особенно с диких видов одуванчика.

Многоядность T. frici Uzel. в наших условиях ограничивается, повидимому, главным образом растениями из семейства сложноцветных (Compositae). Этот вид был отмечен, кроме крым-сагыза и диких видов одуванчика, также на осоте (Sonchus arvensis L.) и цикории (Cichorium intybus L.).

Th. taraxaci Jakh. менее разборчив в кормовых растениях и, кроме различных видов одуванчика, осота и цикория, был обнаружен в большом количестве на цветах вьюнка полевого (Convolvulus arvensis L.), в значительном — на цветах коровяка (Verbascum blattaria L.). Однако питание трипсов на других растениях, кроме рода Taraxacum Wigg., отмечалось преимущественно в период летнего прекращения вегетации диких и культивировавшихся видов этого рода.

Несмотря на значительную многоядность обоих видов трипсов, яйцекладка их была обнаружена пока исключительно на диких одуванчиках и крым-сагызе. Именно поэтому близ плантаций крым-сагыза на всех других растениях, кроме рода Taraxacum Wigg., количество самцов обычно резко преобладает над количеством самок.

Первые самцы Th. taraxaci Jakh. были обнаружены в 1943 г. 3 мая, массовое появление их — 8 мая. У T. frici Uzel., сравнительно малочисленного в весенний период 1942—1943 гг. в местах работы авторов, первые самцы были обнаружены в 1943 г. только 17 июня.

Повидимому, продолжительность развития у T. frici Uzel. значительно больше (45—60 дней), чем у Th. taraxaci Jakh. (18—25 дней).

Начиная со времени появления личинок и до 20-х чисел октября включительно в природе обнаруживаются все стадии развития Th. taraxaci Jakh., и отдельные поколения этого вида во времени налегают одно на другое (табл. 3 и 4).

У T. frici Uzel. поколения более разграничены. После окончания яйцекладки перезимовавшими самками имагинальная стадия этого вида отмирает (последняя самка была отмечена в 1943 г. 8 мая). Следует, впрочем, оговориться, что этот вид в весенний период вообще был мало-

числен, и это вполне может отразиться на точности наблюдений. В частности, трудно решить, принадлежит ли новому или перезимовавшему поколению одна самка этого вида, обнаруженная на одуванчике 1 июня 1943 г. T. frici Uzel. в имагиальной стадии появляется снова лишь с середины июня.

На основании данных о сроках развития трипсов, о численности их на диких и культивировавшихся видах одуванчиков, а также учитывая даты появления массового количества самцов в 1943 г., а отчасти в 1942 г., и факт прекращения яйцекладки в двадцатых числах октября (в 1942 г. яйцекладка закончилась к 19 октября, в 1943 г. последние единичных яйца откладывались 20 октября), можно предположить, что T. frici Uzel. развивается всего в двух, самое большее в трех поколениях в году, а Th. taraxaci Jakh. не менее чем в пяти поколениях в году.

Количество T. frici Uzel. на одуванчиках во много раз меньше, чем Th. taraxaci Jakh. По наблюдениям 1941 и 1942 гг., T. frici Uzel. в массе встречался и был ощутительно вредоносен для растений лишь осенью, после выхода одуванчиковых растений из периода покоя. В 1943 г. этот вид встречался в сравнительно незначительных количествах в обоих поколениях.

Наибольшее значение для одуванчиков имеет Th. taraxaci Jakh. Из табл. 3 и 4 видно, что максимальное количество трипсов (учитывались суммарно оба вида) встречается на крым-сагызе в конце мая и первых числах июня, т. е. перед наступлением периода покоя у одуванчиковых растений в Ташкентской области

Таблица 3

**Количество взрослых трипсов на корзинках крым-сагыза, снятых с 5-метровой длины рядков (фаза цветения: последний круг цветения) в 1943 г.**

| Дата | Число корзинок | Число трипсов | Среднее число трипсов на 1 корзинку |
|---|---|---|---|
| 21.IV | 10 | 190 | 19,0 |
| 24.IV | 10 | 138 | 13,8 |
| 29.IV | 10 | 23 | 2,3 |
| 3. V | 20 | 8 | 0,4 |
| 8. V | 23 | 250 | 10,9 |
| 13. V | 23 | 1158 | 50,3 |
| 20. V | 27 | 1336 | 49,5 |
| 25. V | 29 | 2000 | 69,0 |
| 1 VI | 20 | 3200 | 160,0 |
| 11.VI | 20* | 536 | 26,8 |
| 17.VI | 15** | 106 | 7,0 |
| 22.VI | 19** | 69 | 3,6 |
| 28.VI | 28 | 453 | 16,1 |
| 2.VII | 13 | 143 | 11,0 |
| 10.VII | 13 | 435 | 33,5 |
| 21.VII | 9 | 489 | 54,3 |
| 11.IX | Единичные | трипсы | на цветах |
| 4.X | " | " | " |
| 9.X | 20 | 5 | 0,25 |
| 20.X | 20 | 3 | 0,15 |

* Корзинки собраны со всего поля, а не с 5 линейных метров, так как крым-сагыз уходил в покой.

** Корзинки сняты на соседнем поле, где из-за полива крым-сагыз еще не прекратил вегетации.

Семена одуванчиков различных периодов цветения, однако, не равноценны по качеству (в частности по степени всхожести). У крым-сагыза при опытах и хозяйственных попытках его культивирования в качестве каучуконосного растения использовались исключительно осенние семена, поэтому не только в отношении T. frici Uzel., но и в отношении Th. taraxaci Jakh. следует признать более вредными для одуванчиков последние поколения. Количество и степень повреждений осенних корзинок даже взрослыми только трипсами могут быть весьма высокими, что видно как из изложенных биологических данных, так и из данных позднеосеннего учета 1941 г. на полях бывш. Каунчинской научно-исследовательской станции каучуконосов (табл. 5).

Все же весенние семена для одуванчиковых растений также имеют, несомненно, большое значение, иначе у них не могло бы выработаться в природе противоестественное явление бесполезного раннего цветения. Во всяком случае, даже для крым-сагыза анализ на всхожесть семян, собранных с селекционного участка Каунчинской научно-исследователь-

Таблица 4

**Количество яиц трипсов на 10 произвольно взятых корзинках с одного поля крым-сагыза**

| Дата | № корзинки | | | | | | | | | | Всего яиц | В среднем на 1 корзинку |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | | |
| 9.VII 1942 | 205 | 188 | 273 | 168 | — | — | — | — | — | — | 834 | 208,5 |
| 14.VII „ | 14 | 22 | 41 | 12 | 102 | 25 | 42 | 25 | — | — | 283 | 35,4 |
| 19.VII „ | 40 | 19 | 7 | 13 | 120 | 46 | 152 | 98 | 1 | 97 | 593 | 59,3 |
| 28.VIII „ | 8 | 4 | 19 | 8 | 3 | 1 | 11 | 3 | 3 | 3 | 63 | 6,3 |
| 31.VIII „ | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 3 | 15 | 1,5 |
| 10.IX „ | 4 | 30 | 4 | 7 | 16 | 4 | 4 | 2 | 3 | 4 | 78 | 7,8 |
| 23.IX „ | 9 | 10 | 11 | 8 | 12 | 10 | 9 | 11 | 5 | 15 | 100 | 10,0 |
| 17.X „ | 9 | 7 | 9 | 11 | 15 | 6 | 2 | 16 | 1 | 17 | 93 | 9,3 |
| 19.X „ | Яйцекладка закончилась, яиц нет | | | | | | | | | | | |
| 17.IV 1943 | 82 | 21 | 27 | 31 | 26 | 42 | 38 | 24 | 11 | 17 | 319 | 31,9 |
| 24.IV „ | 36 | 160 | 56 | 91 | 44 | 16 | 7 | 161 | 58 | 9 | 638 | 63,8 |
| 3.V „ | В 10 цветах 200 яиц | | | | | | | | | | | 20,0 |
| 8.V „ | 20 | 56 | 85 | 30 | 37 | 41 | 64 | 40 | 62 | 23 | 458 | 45,8 |
| 13.V „ | 33 | 133 | 88 | 165 | 164 | 180 | 173 | 112 | 123 | 192 | 1363 | 136,3 |
| 20.V „ | 206 | 290 | 155 | 210 | 370 | 165 | 211 | 254 | 166 | 124 | 2151 | 215,1 |
| 25.V „ | 96 | 206 | 128 | 210 | 210 | 194 | 309 | 141 | 332 | 205 | 2031 | 203,1 |
| 1.VI „ | 311 | 264 | 142 | 247 | 208 | 217 | 207 | 245 | 221 | 125 | 2187 | 218,7 |
| 11.VI „ | 3 | 121 | 102 | 122 | 51 | 26 | 109 | 171 | 8 | 83 | 796 | 79,6 |
| 17.VI „ | 0 | 2 | 11 | 0 | 11 | 61 | 35 | 43 | 0 | 0 | 123 | 12,3 |
| 22.VI „ | 0 | 14 | 3 | 31 | 4 | 28 | 29 | 6 | 6 | 1 | 122 | 12,2 |
| 28.VI „ | 5 | 7 | 22 | 54 | 116 | 130 | 89 | 25 | 9 | 10 | 467 | 46,7 |
| 2.VII „ | 112 | 38 | 8 | 90 | 36 | 87 | 18 | 58 | 70 | 65 | 582 | 58,2 |
| 10.VII „ | 90 | 3 | 0 | 7 | 0 | 87 | 30 | 50 | 61 | 45 | 373 | 37,3 |
| 21.VII „ | 38 | 16 | 38 | 24 | 12 | 2 | 70 | 20 | 7 | 10 | 237 | 23,7 |
| 1.IX „ | Единичные яйца | | | | | | | | | | | |
| 11.X „ | То же | | | | | | | | | | | |
| 4.XI „ | Яиц нет | | | | | | | | | | | |

Таблица 5

**Результаты осеннего учета зараженности крым-сагыза трипсами (1941 г.)**

| Участки | Дата учета | Повреждение корзинок в % | Степень повреждения* |
|---|---|---|---|
| Коллекционный питомник | 23.IX | 47 | Средняя |
| То же | 3.XI | 100 | Сильная |
| Опыты с удобрениями | 10.X | 51 | Слабая |
| То же | 1.IX | 73 | Сильная |
| Двухлетний крым-сагыз, белосемянная форма | 16.X | 31 | Слабая |
| То же | 3.XI | 87 | Сильная |
| Опыт с нормами поливов, двухлетний крым-сагыз | 10.X | 46 | Слабая |
| То же | 3.XI | 92 | Сильная |
| Опыты со сроками посева, двухлетний крым-сагыз | 17.X | 17 | Слабая |
| То же | 3.XI | 74 | Сильная |

* Повреждение считалось слабым при количестве трипсов менее 10 экз. на 1 корзинку, средним — при количестве 10—30 экз. на 1 корзинку, сильным — при наличии в корзинке в среднем более 30 экз. трипсов. На каждом участке осмотрено по 100 цветущих корзинок.

ской станции в апреле, произведенный авторами 26 сентября, дал 75% всхожести, причем корешки проростков были с нормальной опушенностью.

Белосемянные формы крым-сагыза во вторую половину лета и осенью концентрируют на себе значительно большее количество трипсов, чем буросемянные. Это хорошо иллюстрирует табл. 6, где приведены результаты четырех учетов 1942 г.

Таблица 6

**Количества взрослых трипсов и их яиц на буро- и белосемянных формах крым-сагыза**

| Дата учета | Число взрослых трипсов в 100 корзинках | | Число яиц в 100 корзинках | |
|---|---|---|---|---|
| | буросемянная форма | белосемянная форма | буросемянная форма | белосемянная форма |
| 10.IX | 22 | 51 | 3 | 75 |
| 17.IX | 40 | 90 | 220 | 240 |
| 17.X | 700 | 9500 | 40 | 90 |
| 19.X | 12 | 41 | 0 | 0 |

Концентрацию трипсов на белосемянных формах крым-сагыза можно объяснить тем, что эти формы имеют очень короткий период летнего покоя, а при большом количестве поливов вегетируют даже весь сезон без перерыва, тогда как буросемянные формы в мае уходят в покой полностью. Концентрация взрослых трипсов на отдельных участках обусловливает на этих участках и массовую яйцекладку, а затем — массовое появление личинок. Воспитавшееся на этих участках новое поколение трипсов, имея здесь достаточный запас излюбленной пищи и удобные места для яйцекладки, не стремится в сколько-нибудь заметном количестве к перелетам на новые места.

## Меры борьбы

Разработанные нами меры борьбы в значительной степени могут быть учтены для борьбы и с другими видами трипсов, и особенно с видами, вредящими растениям, не нуждающимся в энтомофильном опылении. Нам кажется, что эти выводы могут иметь некоторый интерес и с методической стороны.

Результаты биологического изучения трипсов, вредящих одуванчиковым растениям, позволяют рекомендовать следующие механические и культурнохозяйственные меры борьбы с ними.

1. Обрывание цветущих и отцветающих корзинок, которые нередко имеются на отдельных участках уходящей в покой культуры и вообще в те периоды, когда цветов на плантациях мало, а также в весенний период, если семена не подлежат сбору, с немедленным уничтожением оборванных корзинок. Это мероприятие препятствует концентрации трипсов на культуре. В виде широкого опыта оно и было применено авторами в 1942 г. на Каунчинской научно-исследовательской станции. Возможно, что именно этим и объясняется резкое снижение количества трипсов на посевах станции в 1943 г. по сравнению с 1942 г. Правда, у авторов не может быть достаточной уверенности в том, что на снижение количества трипсов не повлияли и иные причины. В частности, возможно, сказались метеорологические особенности 1943 г. На рис. 6 и 7 даны климограммы этих лет для Каунчинской станции. Очевидно, можно полагать, что условия 1942 г. были для трипсов благоприятными, так как трипсы в этом году были многочисленны. На этом основании на рис. 6 и 7 построен прямоугольник благоприятных условий (по методу Б. П. Уварова). На рисунках видно, что ранневесенняя влажность (вернее количество осадков) в 1943 г. вышла за пределы построенного авторами прямоугольника благоприятных для

трипсов условий. Вышла за пределы этого прямоугольника и низкая январская температура 1943 г. Холодный январь тем более мог оказаться для трипсов губительным, что минимальная температура этого года (—23,7°) была необычайно низкой — на 4,5° ниже среднего многолетнего минимума.

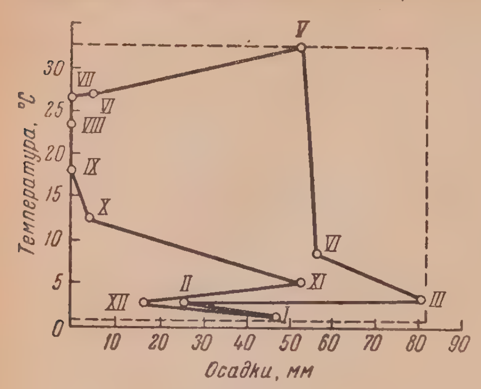



Рис. 6. Климограмма 1942 г.

Каких-либо резких биотических изменений в Янгиюльском районе, которые могли бы заметно повлиять на численность трипсов, кроме проведенного мероприятия, замечено не было.

2. Ранневесенняя, до времени отрождения T. frici Uzel. с зимовки, обработка междурядий. Эта мера без сомнения должна неблагоприятно отразиться на численности популяции названного вида трипсов.

3. Уничтожение зимой или ранней весной опавшей листвы защитных древесных насаждений, окружающих плантации, а также садов, если они находятся близ плантации. Это мероприятие должно повлиять на уменьшение баланса Th. taraxaci Jakh.

4. Выкорчевка диких видов одуванчика с ранней весны и позже или хотя бы обрывание и уничтожение его цветов и бутонов. Это мероприятие имеет большое значение, так как дикие виды одуванчика — основные естественные резерваторы обоих видов трипсов. Некоторое значение имеет, особенно для Th. taraxaci Jakh., раннее уничтожение и других сорных растений.

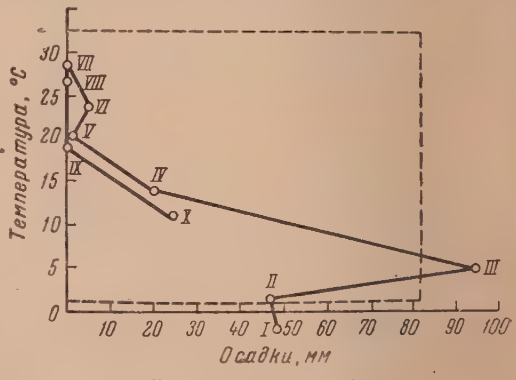



Рис 7. Климограмма 1943 г.

Приведенная система мероприятий должна, по мнению авторов, не только исключить возможность накопления трипсов на культуре, но и снизить их вредоносность до неощутимых размеров.

В случае большого количества трипсов на культуре следует применить химические истребительные мероприятия. Из химических мероприятий авторы испытали: а) опрыскивание цветущих плантаций анабазин-сульфатом (0,15%-ный раствор в воде) с добавлением мыла (0,6% в рабочей жидкости); б) опрыскивание 0,3%-ным раствором анабазин-сульфата с добавлением 1,2% мыла; в) опрыскивание раствором анабазин-сульфата 0,3%-ной концентрации без добавления мыла; г) опыливание цветущей культуры пиретрумом в порошке из расчета 10 кг/га (применялся препарат «Лектехсырье Вохимпрома» Украинской республиканской конторы); д) опыливание порошком пиретрума (тот же препарат) с золой: одна весовая часть пиретрума на три весовые части золы из расчета 10 кг смеси на 1 га; е) опрыскивание 1%-ной суспензией пиретрума с добавлением 0,2% мыла; ж) опыливание цветущих корзинок крым-сагыза нафталином из расчета 25 кг/га; з) опыливание цветущих корзинок парадихлорбензолом как в чистом виде, так и в смеси с известью-пушонкой (при весовой пропорции 1 : 1) из расчета 25 кг/га.

Все испытанные инсектициды, кроме парадихлорбензола, не действуют угнетающе на культуру. Семена с опыленных и опрыснутых растений сохранили нормальную высокую всхожесть (до 90%) и остались хорошо выполненными. Парадихлорбензол же как в чистом виде, так и в смеси с известью производит на корзинки сильное ожигающее действие.

Парадихлорбензол в течение 40—50 сек. убивает все стадии вредителя, а личинок — даже в течение 15—20 сек. Очевидно, этот инсектицид из-за его сильного ожигающего действия мог бы быть применен при одновременном гербицидном действии только на сорных растениях вне культурных посевов.

Нафталин полностью убивает личинок и взрослых трипсов. Летальная концентрация паров нафталина создается в корзинке после ее вечернего закрытия, а также при закрытии после конца цветения. Опасность отпугивающего действия нафталина для пчел на крым-сагызе, очевидно, может не учитываться, так как крым-сагыз не нуждается в перекрестном опылении. Кроме того, как установлено опытами Гилярова (1942) в Московской области, проведенными для борьбы с одуванчиковым скрытнохоботником (Ceuthorrhynchus punctiger Gyll.) и одуванчиковым семяточцем (Olibrus bicolor F.) на кок-сагызе, нафталин в применявшейся авторами дозе не производит отпугивающего действия на насекомых, посещающих открытые корзинки.

Пиретрум дал весьма низкую техническую эффективность. Анабазин-сульфат в дозировке 1,5 г на 1 л воды (с добавлением 6 г мыла на 1 л раствора) парализует взрослых трипсов, но во влажной среде через несколько часов они оживают.

Анабазин-сульфат в двойной дозировке (3 г на 1 л воды) без прибавления мыла дал в среднем 44% смертности взрослых трипсов и их личинок. С добавлением мыла (12 г на 1 л рабочей жидкости) та же концентрация анабазин-сульфата дает весьма высокую техническую эффективность: смертность трипсов в отдельных опытах доходила до 91,1%, в среднем 88,5%. На яйца трипсов, находящиеся в листовой обертке корзинок крым-сагыза, анабазин-сульфат не действует. Табл. 7 иллюстрирует сравнительные данные по средней эффективности испытанных авторами инсектицидов.

Таблица 7

**Средняя эффективность инсектицидов в борьбе с трипсами на крым-сагызе**

| Инсектициды | Дозы | Средняя гибель трипсов в %* |
|---|---|---|
| Анабазин-сульфат | 0,15% раствор + 0,6% мыла | 4,0 |
| То же | 0,3% раствор без мыла | 44,0 |
| То же | 0,3% раствор + 1,2% мыла | 88,5 |
| Пиретрум в порошке | 10 кг/га . . . . . . . . . | 17,0 |
| То же с золой | 10 кг/га, 1 часть пиретрума на 3 части золы . . . . | 30,0 |
| Суспензия пиретрума с мылом | 1% пиретрума + 0,2% мыла | 0 |
| Нафталин | 25 кг/га . . . . . . . . . | 100 |
| Парадихлорбензол | 25 кг/га . . . . . . . . . | 100 |

* Цифры средние из четырех повторностей. Учет результатов через день после применения инсектицида

Авторы должны признать наиболее пригодным для химической борьбы с трипсами из всех испытанных инсектицидов анабазин-сульфат с мылом в дозировке 0,3% анабазина и 1,2% мыла; несомненно, препараты анаба-

зина можно применять не только для опрыскивания, но и для опыливания (анабадуст) в соответствующей концентрации.

## Выводы

В северном Узбекистане было обнаружено пять видов Thysanoptera, которые питаются на одуванчиковых растениях; один из них оказался новым видом, названным нами Th. taraxaci Jakh. Этот вид, а также T. frici Uzel. оказывают отрицательное влияние на семенную продукцию одуванчиковых растений, особенно при высокой концентрации растений на площади, в частности на полях крым-сагыза.

Взрослые трипсы обоих видов своим сосанием губят цветы, их личинки высасывают завязи. При массовом количестве трипсов урожай семян полностью теряется.

Оба вида многоядны, но трипсы явно предпочитают различные виды одуванчиков (Taraxacum sp. sp.). Яйцекладка обоих трипсов обнаружена также только на различных диких и культивировавшихся видах рода Taraxacum Wigg.

Белосемянные формы крым-сагыза концентрируют на себе вредителей, что можно объяснить тем обстоятельством, что белосемянные формы имеют очень короткий период летнего покоя.

У обоих названных видов трипсов зимуют взрослые оплодотворенные самки. Th. taraxaci Jakh. перезимовывает под опавшей листвой древесных насаждений, находящихся поблизости от зарослей одуванчиковых растений. T. frici Uzel. зимует в поверхностном слое почвы около питающих растений. Трипсы пробуждаются с зимовки при начале цветения одуванчиков, причем первый вид пробуждается с зимовки несколько ранее второго. Трипсы изученных видов появляются с зимовки перед началом массовой бутонизации крым-сагыза.

Яйца откладываются в ткань листовой обертки цветущей корзинки растения. Инкубационный период яиц 3—5 дней. Продолжительность личиночного развития у Th. taraxaci Jakh.— 18—25 дней, у T. frici Uzel.— 45—60 дней. У Th. taraxaci Jakh. отдельные поколения во времени налегают одно на другое, всего за сезон развивается не менее пяти поколений. Поколения у T. frici Uzel. более разграничены. За сезон у этого вида развивается два-три поколения.

Результаты биологического изучения трипсов позволяют рекомендовать систему культурнохозяйственных, механических и химических мероприятий по борьбе с ними. Приведенная в работе система мероприятий должна, по мнению авторов, не только исключить возможность накопления трипсов на растениях, но и снизить их вредоносность для семенной продукции растений до неощутимых размеров.

## Литература

Гиляров М. С., 1942. Применение нафталина против вредителей семян двухлетнего кок-сагыза, ДАН СССР, XXXVII, 3.

Яхонтов В. В. и Стовичек Л. Н., 1946. Два новых вредителя крым-сагыза (Taraxacum megalorhizon Hand.-Mzt.), Докл. ВАСХНИЛ, вып. 5—6.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

[illegible] of beetles on their basic coloration

# ЗАВИСИМОСТЬ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЕЛАНИЗАЦИИ ЖУКОВ ОТ ИХ ОСНОВНОЙ ОКРАСКИ

**А. И. КРЫЛЬЦОВ**

**Казахская республиканская станция защиты растений**

Явление изменчивости окраски теплокровных животных в зависимости от географических (главным образом климатических) факторов довольно хорошо известно. Для насекомых это явление отмечено Воронцовским (1914), Кузиным (1934), Нетолицким (Netolitzki, 1931), Циммерманом (Zimmerman, 1934) и рядом других авторов. Исследования показали, что повышение температуры вызывает побледнение насекомых и потемнение птиц и млекопитающих. Повышение же влажности оказывает одинаковое воздействие на тех и других, вызывая их потемнение. Различная реакция гомотермных и пойкилотермных животных на воздействие одинаковых факторов (температуры) становится вполне ясной, если исходить из наблюдений Стрельникова (1940) о значении солнечной радиации в экологии арктических и высокогорных насекомых.

При исследовании географической изменчивости насекомых до сих пор обычно обращали внимание только на изменение меланизации под влиянием внешних условий. Мы поставили задачей выяснить степень изменчивости меланизации насекомых в зависимости от общего фона их окраски, что, несомненно, поможет пониманию значения географической изменчивости окраски.

## Методика и материалы

Материалом для изучения поставленной выше задачи послужили сборы кокцинеллид в Чуйской долине и Иссыккульской котловине (Киргизская ССР) за период с 1941 по 1947 г. Жуки этого семейства являются очень удобным объектом для подобного рода исследований, вследствие их широкого распространения, многочисленности некоторых видов и разнообразия их окраски. Климатические условия указанной территории также довольно различные.

Чуйская долина, расположенная на высоте 600—800 м над уровнем моря, занята в основном полупустыней. Климат ее — сухой континентальный, с годовой амплитудой колебания температуры от —38 до +42° и со среднегодовой в +10,2°. Относительная влажность воздуха летом очень низка, зимой выше и в любой период может колебаться от 10 до 100%. Климат первых предгорий Киргизского Алатау более прохладный (среднегодовая +7°, среднемесячная июля +20°) и более влажный.

Иссыккульская котловина расположена на высоте 1700—1800 м над уровнем моря. Хотя климат ее довольно сильно изменяется в широтном направлении (что обуславливается количеством осадков, сильно возрастающим к западной части котловины), но в общем он значительно мягче чуйского и несколько напоминает черноморский. Это явление объясняется наличием большого незамерзающего озера и изолированностью котловины. Лето здесь более прохладное, зима сравнительно теплая, а относительная влажность воздуха почти не опускается ниже 30% и не достигает 100, причем в течение всего года колеблется незначительно. Среднемесячная t° летнего периода примерно на 7° ниже, а относительная влажность на 20—25 выше, чем в Чуйской долине. По мере удаления от берега озера климат становится более континентальным.

Для изучения географической изменчивости окраски жуков нами взято несколько видов кокцинеллид, с таким расчетом, чтобы основная окраска верхней стороны тела их была довольно разнообразной. Практически для этого были взяты все массовые виды, а именно: I группа: Thea 22-punctata — желтая с черными пятнами, Bulaea lichatschovi — розовая с черными пятнами, Coccinella 7-punctata — красная с черными

пятнами, Coccinula 14-pustulata — черная с желтыми пятнами, C. sinuatomarginata — черная с желтыми пятнами; II группа: Propylaea 14-punctata — желтая с черными пятнами, Adonia variegata — красная с черными пятнами, Hippodamia 13-punctata — красная с черными пятнами.

Для исследования набирались только взрослые жуки с вполне отвердевшим хитиновым покровом. Жуки брались из различных мест Чуйской долины и Иссыккульской котловины, собирались они в различные периоды года, с тем, чтобы учесть сезонную изменчивость, так как кокцинеллиды дают по нескольку поколений в год.

У видов первой группы, с постоянным числом пятен на переднеспинке и надкрыльях, пятна измерялись при помощи бинокуляра и окулярмикрометрической сетки. При этом мы обращали особое внимание на то обстоятельство, чтобы поверхность каждого пятна приходилась перпендикулярно к линии зрения бинокуляра, так как в противном случае возможны большие ошибки при измерениях. Размеры пятен выражались произведением продольного и поперечного диаметров и затем подвергались вариационно-статистической обработке. Обработка велась по каждой партии в отдельности с учетом пола жуков, который определялся по гениталиям. Жуков брали с ватного слоя без особого выбора — подряд или наугад (табл. 1).

Результаты обработки материалов показали, что как чуйская, так и иссыккульская популяции каждого из этих видов жуков не обнаруживают признаков неоднородности. Различные поколения жуков по степени меланизации также не различаются между собой. Однако жуки обеих популяций могут сильно различаться между собой по степени меланизации, причем в этих случаях иссыккульские жуки гораздо сильнее меланизированы, как это видно из табл. 2.

Таблица 1

**Количество исследованных жуков**

| Виды кокцинеллид | Чуйская долина | Иссыккульская котловина |
|---|---|---|
| Th. 22-punctata | 37 | 29 |
| B. lichatschovi | 100 | 100 |
| C. 7-punctata | 140 | 90 |
| C. 14-pustulata | 90 | 140 |
| C. sinuatomarginata | 70 | 70 |

Таблица 2

**Изменчивость меланизации кокцинеллид**

(Меланизация чуйских жуков принята за 100)

| Виды кокцинеллид | Чуйская популяция | Иссыккульская популяция |
|---|---|---|
| Th. 22-punctata | 100 | 228,4 |
| B. lichatschovi | 100 | 134 |
| C. 7-punctata | 100 | 101 |
| C. 14-pustulata | 100 | 104,7 |
| C. sinuatomarginata | 100 | 100,6 |

Жуки второй группы имеют непостоянное число пятен, которые к тому же могут сливаться, образуя более сложный рисунок. Поэтому при исследовании изменчивости их меланизации применялась другая методика, заключающаяся в распределении жуков по формам рисунка и объединении последних в несколько классов. При отнесении форм к тому или иному классу учитывалось не только количество слившихся пятен, но и количество связей, при помощи которых они соединены. При этом предпочтение отдавалось последнему признаку, так как каждое пятно может сливаться с одним, двумя и бо́льшим числом соседних пятен и при одинаковом числе слившихся пятен может быть различное число связей между ними и, следовательно, различная степень меланизации. Примененный нами метод допускает количественное сравнение меланизации жуков с более сложным рисунком.

На рисунке приведены различные формы окраски переднеспинки и надкрылий Propylaea 14-punctata с разделением их на ряд классов: I класс — на обоих надкрыльях 12 пятен, все разобщены; II класс — на обоих надкрыльях 12 пятен, из них одна пара соединена при помощи одной связи; III класс — на обоих надкрыльях 14 пятен, все разобщены; IV класс — 14 пятен, из них одна пара соединена при помощи одной связи; V класс — 14 пятен, из них две пары слиты, связей две; VI класс — 14 пятен, из них

две или три пары слиты, связей три; VII класс — 14 пятен, из них три пары слиты, связей четыре; VIII класс — 14 пятен, из них три или четыре пары слиты, связей пять; IX класс — 14 пятен, из них слиты четыре пары, свя-

Изменчивость рисунка переднеспинки и надкрылий Propylaea 14-punctata. Арабскими цифрами обозначены номера форм рисунка, римскими — номера классов

зей семь; X класс — 14 пятен, из них слиты четыре пары, связей восемь; XI класс — 14 пятен, из них слиты пять или шесть пар, связей девять; XII класс — 14 пятен, из них слиты пять пар, связей 10; XIII класс — 14 пятен, из них слиты семь пар, связей 11; XIV класс — 14 пятен, из них слиты семь пар, связей 13; XV класс — 14 пятен, из них слиты семь пар, связей 14; XVI класс — 14 пятен, из них слиты семь пар, связей 15. Максимально возможное число связей — 21.

Таблица 3

**Количество исследованных жуков**

| Виды кокцинеллид | Чуйская долина | Иссыккульская котловина |
|---|---|---|
| P. 14-punctata | 576 | 465 |
| A. variegata | 774 | 1311 |
| H. 13-punctata | 95 | 12 |

Рисунок других взятых нами видов более прост, и разделение форм рисунка на классы не нуждается в особом объяснении.

Примененная методика сравнения меланизации жуков этой группы видов менее трудоемка и поэтому позволила исследовать большее количество жуков, т. е. всех имеющихся в наших сборах (табл. 3).

Результаты исследования приведены в табл. 4.

Таблица 4

**Средний балл (класс) окраски кокцинеллид**

(Меланизация равнинной части чуйской популяции принята за 100)

| Виды кокцинеллид | Чуйская популяция | | Иссыккульская популяция | |
|---|---|---|---|---|
| | равнинная | предгорная | равнинная | предгорная |
| P. 14-punctata | 100 | 156,8 | 275,6 | 335,0 |
| A. variegata | 100 | — | 95,6 | 98,5 |
| H. 13-punctata | 100 | — | 204,4 | — |

Как видно из табл. 2 и 4, повышение влажности и понижение температуры в Иссыккульской котловине содействуют повышению меланизации жуков. Однако степень изменчивости меланизации у различных видов кокцинеллид различна. Из этих таблиц легко видеть, что степень изменчивости меланизации кокцинеллид зависит от их основной окраски: чем светлее общая окраска жуков, тем более изменчива их меланизация. Так, размеры черных пятен жуков иссыккульской популяции Th. 22-punctata, окрашенных в желтый цвет, почти в два-три раза превышают размеры соответственных пятен чуйских жуков. Используя метод комплексирования признаков и применение коэффициента дивергенции, нам удалось полностью разграничить чуйскую и иссыккульскую популяции этого вида. При комплексировании восьми исходных признаков (размеров пятен) можно практически каждого жука из северной Киргизии отнести к той или иной популяции, не зная места его сбора. Желтая окраска иссыккульских жуков этого вида также более интенсивна, чем у чуйских жуков.

Столь же сильное повышение меланизации имеется и у другого желтоокрашенного вида — P. 14-punctata. Хотя в пределах Чуйской долины и Иссыккульской котловины имеются почти все указанные в рисунке формы окраски, но в первой из них численно преобладают светлые жуки, а во второй — темные. Более того, даже в пределах каждой из них равнинные части популяции по степени меланизации очень хорошо отличаются от предгорных. Например, средний балл меланизации жуков равнинной части чуйской популяции — 3,7, а средний балл предгорной части — 5,8. То же самое наблюдается и в отношении иссыккульской популяции: средний балл меланизации жуков равнинной части ее — 10,2, а предгорной — 12,4. Популяции желтой с черными пятнами Anisosticta 19-punctata также резко отличаются одна от другой: все иссыккульские жуки этого вида имеют типичное (19 на обоих надкрыльях) число хорошо выраженных черных пятен, тогда как у чуйских жуков все пятна верхней стороны тела еле заметны или вовсе отсутствуют.

У розовоокрашенной B. lichatschovi изменчивость меланизации менее выражена, чем у предыдущих видов. Размеры черных пятен иссыккульских жуков превосходят размеры соответственных пятен чуйских жуков лишь на 34%. При комплексировании четырех и даже восьми исходных признаков (размеров пятен) коэффициент дивергенции почти не повышается и различить популяции не представляется никакой возможности.

Наконец, чуйские и иссыккульские популяции C. 7-punctata и A. variegata (красные с черными пятнами), а также C. 14-pustulata и C. sinuatomarginata (черные с желтыми пятнами) почти вовсе не отличаются одни от других по степени меланизации, так как имеющиеся незначительные отклонения по указанному признаку находятся в пределах ошибок.

Таким образом, нам кажется, что зависимость усиления меланизации жуков исследованных видов от их основной окраски выражена довольно

ясно. Отмеченное явление вполне согласуется с тем положением, что потемнение окраски жуков при понижении температуры и повышении влажности позволяет им лучше использовать энергию солнечной радиации, как это неоднократно отмечалось И. Д. Стрельниковым. В этом случае потемнение окраски наибольшее значение будет иметь именно для светлоокрашенных видов, которые и обнаруживают наибольшую изменчивость меланизации. Вместе с тем при достижении известного предела в противоречиях между требованиями организма и условиями внешней среды изменение окраски краснокрашенных видов должно происходить наиболее резко. Этим, возможно, и объясняется то, что у чуйских жуков H. 13-punctata (красные с черными пятнами) не только значительно уменьшается меланизация (уменьшается количество черных пятен надкрылий и сами пятна становятся более мелкими и светлосерыми), но и основная окраска надкрылий становится более светлой — желтовато-красной. В Иссыккульской котловине преобладают типичные жуки этого вида с 13 черными пятнами на обоих надкрыльях, тогда как в Чуйской долине более половины всех жуков относятся к форме signata — с чистыми (без пятен) желто-красными надкрыльями. Поэтому сильная изменчивость меланизации жуков этого вида в пределах отмеченной территории не может рассматриваться как противоречие отмечаемой закономерности — зависимости изменчивости меланизации жуков от их основной окраски.

Необходимо отметить, что некоторые виды кокцинеллид как будто проявляют обратную зависимость изменчивости окраски. Так, эндемичный среднеазиатский вид Coccinula redimita в низменных частях Чуйской долины и Иссыккульской котловины представлен типичным подвидом (черный с желтыми пятнами), а в горах и предгорьях — подвидом principalis с черными пятнами на желтом фоне. Возможно, что жуки последнего подвида с поднятием в горы в свою очередь становятся более меланизированными, но, вследствие ограниченности материала, подтвердить это предположение не представилось возможным. Кроме того, в литературе нередко указывается, что правила Глогера и Аллена не всегда распространяются на хорошо выраженные подвиды птиц и млекопитающих.

## Выводы

1. Понижение температуры и повышение влажности воздуха содействуют повышению меланизации кокцинеллид.

2. Изменчивость меланизации кокцинеллид зависит не только от внешних условий, но и от основной окраски жуков: чем светлее общая окраска жуков, тем более изменчива их меланизация.

3. Зависимость изменчивости меланизации кокцинеллид от их основной окраски не всегда распространяется на хорошо выраженные подвиды одного вида.

## Литература

Воронцовский А. П., 1914. Изменчивость окраски Meloidae и зависимость от внешней среды, Изв. Оренб. отд. Имп. русск. геогр. об-ва, 24.

Кузин Б. С., 1934. Этюды по систематике Mylabris, I. M. calida Pall., Сб. тр. музея МГУ, т. 1, вып. 1.

Стрельников И. Д., 1940. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных насекомых, Зоол. журн., XIX, 2.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП.

# О ТИПАХ НЕРЕСТОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

В. Н. МАЙСКИЙ

Лаборатория ихтиологии АзЧерниро

Ту часть населения рыб, которая достигла половой зрелости и принимает участие в размножении, называют нерестовым стадом, или нерестовой популяцией.

У разных видов рыб нерестовые популяции имеют разную структуру. Например, у горбуши и кеты нерестовая популяция складывается полностью из рыб, размножающихся первый раз в жизни, а у воблы и осетровых — из рыб как не нерестившихся ни разу, так и уже нерестившихся один, два или более раз.

Знание структуры (типа) нерестовой популяции имеет большое практическое значение при составлении промысловых прогнозов, так как промысел большинства рыб основан на облове их нерестового стада.

Г. Н. Монастырский (1949) установил три типа нерестовых популяций у рыб. К первому типу относятся наиболее простые нерестовые популяции, состоящие целиком из рыб, нерестующих первый раз в жизни и представляющих пополнение в чистом виде, как горбуша, кета, бычки-пуголовки. Второй тип включает более сложные нерестовые популяции, которые состоят из рыб двух групп: 1) впервые созревающих и являющихся пополнением и 2) созревших в прошлом году или раньше и являющихся остатком от прежних нерестовых популяций. Второй тип характеризуется по Монастырскому, тем, что пополнение всегда преобладает над остатком. Ко второму типу он относит волжскую сельдь, каспийского пузанка, тюльку, хамсу. Третий тип нерестовой популяции характеризуется преобладанием остатка над пополнением. К этому типу Монастырский относит воблу, леща, севрюгу и других рыб с наиболее сложной структурой нерестового стада.

Исследования азовских хамсы и тюльки установили, что, хотя они и отнесены Монастырским ко второму типу, нередко в составе их нерестовых популяций остаток преобладает над пополнением, т. е. нерестовая популяция как бы переходит из второго типа в третий.

Так, тюлька впервые созревает в массе в возрасте двухгодовика. Двухгодовики составляют обычно преобладающую часть ее нерестовой популяции. Однако осенью 1946 и весной 1947 гг. наблюдалось явление другого порядка. Вследствие малочисленности поколений 1945 и 1946 гг. и большой численности поколения 1944 г., последнее было осенью 1946 г. в возрасте трехлетка (определения И. Н. Старк) основной частью нерестовой популяции тюльки (Майский, 1951).

Азовская хамса созревает на второе лето и нерестится ежегодно. Годовики составляют чаще всего основу ее нерестовой популяции, а двухи трехгодовики — меньшую ее часть. Но вот в 1952 г., по исследованиям В. П. Корниловой, бо́льшая часть нерестовой популяции хамсы оказалась двухгодовиками, т. е. остатком от нерестовой популяции прошлого года. Пополнение же — поколение 1951 г.— было менее многочисленно, чем остаток. Такое же положение было в составе нерестовой популяции азов

ской хамсы в 1934, 1940 и 1948 гг., по данным А. Н. Смирнова, В. Н. Майского и А. А. Михайловской.

В нерестовом стаде черноморской хамсы (анчоуса) пополнение также не всегда преобладает над остатком. По данным А. А. Майоровой, пополнение в 1949, 1951 и 1952 гг. составляло от 79 до 95% общей численности нерестовой популяции анчоуса, а в 1950 г. только 31%.

Подобное же явление «перехода» нерестовой популяции черноморской скумбрии из одного типа в другой отмечено А. В. Кротовым в его работе 1952 г. Кротов даже внес предложение об установлении четвертого типа нерестовых популяций у рыб.

Эти примеры не были отмечены Монастырским, но они показывают, что «переход» нерестовой популяции из второго типа в третий не является исключительным, редким явлением. Монастырский привел лишь пример по туркменской вобле — «переход» ее нерестовой популяции из третьего типа во второй.

Явление подобного «перехода» наблюдается в последние годы (1950—1952) у донских севрюги и осетра, по данным В. А. Костюченко.

Однако понятие «перехода» нерестовой популяции из одного типа в другой нельзя признать удачным, так как оно ломает представление о типе, как о чем-то, в определенных условиях более или менее постоянном.

Классификация нерестовых популяций должна быть построена так, чтобы изменения, происходящие в структуре этих популяций, укладывались внутри типа, а не с переносом их из одного типа в другой. Эта классификация должна отражать группировки рыб по естественной структуре нерестового стада с учетом происходящих в них изменений. Так, для нерестового стада горбуши естественно, что оно состоит из впервые нерестующих рыб в возрасте двухгодовиков. Нерестовое стадо азовской хамсы нормально складывается как из впервые созревающих годовиков, так и из остатка двух- и трехгодовиков, причем в некоторые годы численность остатка преобладает над численностью пополнения.

Нерестовое стадо азовской тюльки формируется главным образом из двух- и трехгодовиков, в меньшей степени — из годовиков. Обычно впервые созревающие особи (пополнение) преобладают по численности над повторно созревающими (остатком). Но бывают годы, когда остаток более многочислен, чем пополнение.

Нерестовое стадо самок осетровых состоит из многих возрастных групп — от 7—8-годовиков до 20—25-годовиков (у белуги еще старше). Доживание осетровых до 18—20 лет и повторное участие их в нересте — явление вполне нормальное, типичное для естественной структуры их нерестового стада. Вполне нормальным является также преобладание в нерестовом стаде осетровых остатка над пополнением. Однако чрезмерно интенсивный промысел и перелов осетровых, или вступление в нерестовое стадо исключительно урожайных поколений молодых производителей, или и то и другое, взятое вместе, может нарушить естественную структуру этого стада. В нем может получить преобладание пополнения над остатком, как у донских осетра и севрюги в 1950—1952 гг.

Таким образом, в основном правильная, схема типов нерестовых популяций рыб Монастырского нуждается в уточнении. Ко второму типу должны относиться те виды, у которых естественная структура нерестового стада характеризуется преобладанием пополнения над остатком.

Виды рыб, относящиеся ко второму типу (азовские тюлька и хамса, черноморские хамса и скумбрия и др.), характеризуются, в отличие от третьего типа, приспособленностью популяции быстро менять соотношения между пополнением и остатком в нерестовом стаде в зависимости от меняющихся условий их существования и условий промысла, а также от численности отдельных поколений популяции.

Более четкая классификация нерестовых популяций имеет большое

значение и при разработке теории о типах динамики стада рыб, поставленной на обсуждение Г. В. Никольским (1950 и 1950а).

Ценными являются также мысли П. А. Дрягина (1953) о возрастной структуре популяций у рыб. В частности, деление популяций рыб на три типа: моноцикличные виды, полицикличные виды и переходная группа видов от моноцикличных к полицикличным — соответствует первому, третьему и второму типам нерестовых популяций рыб Монастырского. Однако вряд ли можно согласиться с Дрягиным, что переходная группа видов от моноцикличных к полицикличным, т. е. виды второго типа, по Монастырскому, сравнительно малочисленна. В Черном и Азовском морях эта группа рыб — самая многочисленная.

Дополнения к схеме Г. Н. Монастырского позволят полнее охватить существующее многообразие нерестовых популяций рыб в природе и учитывать диалектику их развития в зависимости от постоянно меняющихся условий существования.

Изменения структур нерестовых популяций обязывают глубже и полнее изучать их закономерности, знание которых позволит уточнять методику как долгосрочных, так и краткосрочных прогнозов промысла.

## Литература


Дрягин П. А., 1953. О возрастной структуре популяций у рыб, Зоол. журн., XXII, 1.

Монастырский Г. Н., 1949. О типах нерестовых популяций, Зоол. журн., XXVIII, 6.

Майский В. Н., 1951. Рост и возраст азовской тюльки, Тр. АзЧерниро.

Никольский Г. В., 1950. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб, Зоол. журн., XXIX, 1.— 1950а. О динамике численности стада рыб и о так называемой биологической продуктивности водоемов, Зоол. журн. XXIX, 6.

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# О ЧИСЛЕННОСТИ ПРОХОДНЫХ ЛОСОСЕВЫХ В СВЯЗИ СО СТЕПЕНЬЮ ИХ ПРЕСНОВОДНОСТИ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПРОХОДНОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ ЭТИХ РЫБ

И. Б. БИРМАН

Амурское отделение ТИНРО

## 1. Привязанность к пресной воде как фактор, определяющий численность лососевых

Существующие ныне виды проходных лососевых родов Oncorhynchus и Salmo проявляют, как известно, неодинаковую привязанность к пресным водам. У одних видов молодь после выклева из икры сплывает в море полностью в то же лето, задерживаясь в материнских реках не более 2—4 месяцев. Таких видов всего два — кета и горбуша. Другие связаны с пресными водами более продолжительное время. Так, молодь красной и чавычи проводит в пресной воде от нескольких месяцев до 3 лет, молодь симы и кижуча — 1—2 года, семги — от 1 до 5 лет (в основном — 3 года) и т. д. У горбуши и кеты продолжительность морского периода жизни примерно в 12 раз превышает продолжительность жизни в пресной воде, у красной и чавычи — только в три-четыре раза, а у симы и кижуча продолжительность морской и пресноводной жизни приблизительно одинаковы. Что же касается семги, то значительная часть ее проводит в реках больше времени, чем в море. Так, по данным Е. В. Чумаевской-Световидовой (1935), около 54% мезенской осенней семги, прожившей в реке 4 года, проводит в море всего 1 год, 26,9% — 2 года, а остальные — 3—4 года. Приведенные показатели характеризуют как бы степень «пресноводности» названных рыб.

Длительное пребывание молоди перечисленных видов в пресных водах, насколько известно, заметным образом лимитирует их воспроизводство и в то же время не дает им никаких видимых преимуществ в других отношениях. Численность красной, например, значительно ниже численности кеты и горбуши, а поголовье кижуча, симы, чавычи, семги, каспийского и других проходных лососей рода Salmo, молодь которых задерживается в реках от одного года до нескольких лет, по сравнению с поголовьем кеты и в особенности горбуши ничтожно мало.

Сравнивая численность этих видов, необходимо, разумеется, учесть их элиминацию в период нереста и инкубации икры; однако в данном аспекте этот момент не является определяющим. Исследования, проведенные А. Я. Таранцом на р. Иски (впадает в залив Счастья Охотского моря), показали, что у горбуши потери икры при нересте составляют около 24,5% от средней плодовитости самок, при колебаниях от 4 до 63%, а отход отложенной икры в период инкубации — около 40%, при колебаниях от 12,8 до 67,5% (цитируем по А. Г. Кагановскому, 1949). Смертность икры и личинок кеты в той же реке составляет на разных нерестилищах и в разные годы от 16,3 до 96,7% (Смирнов, 1947). Между тем, по данным Грибанова (1948), смертность икры в нерестовых буграх кижуча на р. Паратунке (Камчатка) не превышает, как правило, 4—5%, а отход в 60% и более является уже редким исключением.

У красной, по исследованиям Ф. В. Крогиус (1949), смертность икры в грунте колеблется в разные годы от 22 до 90—99%, т. е. примерно так же, как у кеты; в то же время она значительно выше, чем у кижуча; тот же автор отмечает, что «гибель молоди в пресноводный период жизни, до ската ее в море, имеет иногда большее влияние на резкое снижение численности красной, чем недостаточная (до известных пределов) численность производителей на нерестилищах или большой отход икры во время инкубации» (1951). Мы полагаем, что это справедливо не для одной только красной и что вообще в элиминирующем воздействии внешней среды на популяции лососевых наиболее опасным для вида должно считаться воздействие биотических элементов среды (враги), к которым, как справедливо указывает В. В. Васнецов (1944), виду труднее приспособиться, чем к абиотическим. Справедливость этого положения иллюстрируется уже тем фактом, что неподвижные и малоподвижные стадии развития лососей (икра и личинки) проходят в грунте, где они предохранены, в первую очередь, не от отрицательного действия физико-химических условий среды, а именно от врагов — рыб и беспозвоночных. Выход потомства лососевых из нерестовых бугров происходит тогда, когда мальки приобретают достаточную подвижность и, тем самым, способность противостоять поголовному истреблению. Интенсивное воздействие на популяции лососей биотических элементов пресноводной среды начинается именно с этого момента. В нерестовых буграх оно обычно несущественно.

В реках лососи растут, как известно, очень медленно и являются поэтому доступной добычей для всевозможных жилых рыб не только на стадии сеголетка, но и в возрасте одного года и даже нескольких лет. Кроме того, достигнув в пресных водах годовалого и старшего возраста, молодь проходных лососей, в силу увеличивающейся потребности в пище, сама переходит, частично, на хищное питание и в значительном количестве поедает лососевую молодь более поздних генераций. При этом, как отмечает Р. С. Семко (1948), подробно исследовавший биоценотические отношения лососевых в р. Большой (Камчатка), «всем видам молоди лососевых свойственен ясно выраженный каннибализм». То же еще раньше установил В. И. Грибанов в отношении кижуча (1948).

По расчетам Семко, которые сам автор считает преуменьшенными, в 1944 г. 34 900 кижучей годовалого и двухгодовалого возраста съели в Карымайском ключе (бассейн р. Большой) около 111 тыс. мальков горбуши, 384 тыс. мальков кеты, более 2 млн. мальков красной, около 29 тыс. гольцов и около 79 тыс. мальков своего же вида; в том же году 357 тыс. годовиков красной съели 82 тыс. мальков кижуча и 275 тыс. мальков своего же вида, а 32 300 гольцов [Salvelinus malma (Walb.)] в возрасте от $1^+$ до $6^+$ уничтожили более 2 млн. мальков всех перечисленных видов, в том числе и более 23 тыс. гольцов.

В бассейне Амура и в реках Приморья одним из врагов молоди кеты (возможно, и горбуши) являются годовики симы, спектр питания которых вообще очень широк [1].

Что касается самой симы, то, вероятно, и она, в свою очередь, подвергается жестокой элиминации.

Ничем иным невозможно объяснить ее ничтожную численность. После ската из рек она растет почти так же быстро, как и кета, а созревает раньше — в основном на 3-м году жизни ($2^+$) после выклева из икры (Навозов-Лавров, 1927). В этом отношении она уступает, как известно, только горбуше, созревающей на 2-м году жизни ($1^+$). Плодовитость у симы почти такая же в среднем, как у амурской осенней кеты, т. е. выше средней видовой плодовитости кеты вообще. Но, видимо, все эти высокие качественные показатели симы позволяют ей только сохранить себя как вид в условиях элиминации, которой она подвергается, но не могут.

[1] По данным А. Ф. Кузнецовой (Амурское отделение ТИНРО).

вопреки этой элиминации, поднять ее численность на более высокий уровень.

В свете сказанного заслуживает внимания то обстоятельство, что в более или менее массовых количествах сима водится, как известно, только в реках бассейна Японского моря и в бассейне Амура, т. е. в тех районах, где, кроме нее, нет ни одного вида Oncorhynchus, молодь которого задерживается в пресных водах дольше молоди симы. В частности, нет кижуча, ближайшего родича симы, который, как мы видели, поедает мальков лососей не менее интенсивно, чем гольцы. Объяснять подобное распространение симы только ее привязанностью, в отличие от кижуча, к южным областям вряд ли можно. Единичными экземплярами она встречается и на Камчатке (Семко, 1939); в Амуре проникает на юг недалеко (до р. Хиванды — 400 км от устья), а в Приморье количество ее от р. Тумнина (Северное Приморье) на юг постепенно уменьшается.

Благодаря быстрому скату из материнских рек кета и горбуша подвергаются в пресных водах меньшей элиминации, нежели прочие виды. В море же, скатываясь мальками 3—5 см длины, кета и горбуша, несомненно, подвергаются на первых порах более интенсивному истреблению, нежели, скажем, сима, кижуч или красная, молодь которых достигает к скату значительно бо́льших размеров. Так, у горбуши, по данным А. Я. Таранца и Притчарда (цитируем по А. Г. Кагановскому, 1949), выживаемость от икры до ската мальков из рек составляет в разные годы от 6,9 до 19%, а возврат в реку — от 0,3 до 7,2% от скатившейся молоди; у красной же, по Ф. В. Крогиус (1949), наоборот, выживаемость от икры до ската составляет от 0,04 до 1,05%, а возврат взрослых от скатившейся молоди — от 21 до 38%[1]. У красной из оз. Култус (Британская Колумбия) процент ската 1,05—3,16%, а возврат —10% (Foerster a. Ricker, 1941).

Было бы неправильно делать из этого сравнения вывод, что длительная задержка красной или любого другого вида в пресных водах является приспособлением, уменьшающим элиминацию молоди в море. Крогиус отмечает, между прочим, что для рыб, проведших в пресной воде 1 и 2 года, проценты возврата в среднем одинаковы. Другими словами, задержка молоди красной в пресной воде до двухлетнего возраста (а до этого возраста задерживается значительная часть популяций красной) нисколько не уменьшает ее элиминации в море, против той, которой подвергаются годовики; в некоторых случаях, как видно из данных того же автора, она даже выше. Зато в течение 2 лет жизни в пресной воде красная подвергается большему истреблению хищниками, чем в течение одного только года.

Между тем в море молодь лососевых растет в два-три раза быстрее, чем в реке, и, следовательно, быстрее выходит из-под «пресса» хищников. Пока сима, кижуч, красная достигают 8—10 см длины (за 1 год жизни), горбуша и кета вырастают до 25—28 и более сантиметров.

Косвенным показателем той элиминации, какой подвергаются в течение жизни те или иные виды рыб, является, как известно, их плодовитость. Среди проходных лососевых она, как правило, выше у тех видов, молодь которых долго задерживается в пресной воде и которые (на это первым обратил внимание Г. Н. Монастырский, 1949) имеют малую численность (табл. 1). Самую высокую численность и в то же время наименьшую плодовитость имеют горбуша и кета. Совершенно очевидно, что от выхода из нерестовых бугров до достижения половой зрелости кета и, тем более, горбуша подвергаются меньшей элиминации, нежели прочие проходные лососи. Из всего этого вытекает, что уменьшение длительности

[1] По другой, последней работе того же автора (1951), минимальный процент ската [illegible], а процент возврата колеблется от 4,5 до 48 (в том же водоеме). Там же автор указывает, что процент выживания молоди до ската обычно ниже, чем процент возврата [illegible].

трофической связи с пресными водами повышает выживаемость проходных лососей в течение всего трофического периода их жизни.

Таблица 1

**Длительность пресноводного и морского периодов жизни, плодовитость, возраст созревания и уловы некоторых проходных лососевых ***

| Виды | Возраст массового созревания | Возраст покатной молоди в годах | Продолжительность нагула основной массы рыб (в месяцах) | | Плодовитость в штуках | Уловы в водах СССР в тыс. ц. (среднее за ряд лет до 1939 г.) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | в пресной воде | в море | | |
| Горбуша | 1+ | 0 | 1 | 12 | 1 469 | 1301,0 |
| Кета | 2+,**3+**,4+ | 0 | 2 | 36 | 2 906 | 992,0 |
| Красная | 3+,4+,5+ | 0,1+,2+,3+ | 12 | 36 | 3 800 | 198,6 |
| Чавыча | 4+,**5+**,6+ | 0,**1+**,2+,3+ | 12 | 48 | 8 100 | 8,4 |
| Кужуч | **2+**,3+ | **1+**,2+ | 12 | 12 | 4 900 | 52,8 |
| Сима | **2+**,3+ | **1+**,2+ | 12 | 12 | 3 200 | 8,3 |
| Семга | 5+ | 1+,2+,**3+**,4+,5+ | 36 | 24 | 16 500 | 14,8 |

* Возраст и созревание покатной молоди — по Л. С. Бергу (1948). Полужирным шрифтом — сроки созревания и ската основной массы рыб. Плодовитость горбуши, кеты и симы — по И. И. Кузнецову (1937), остальных видов — округленно, по Бергу, уловы — по Е. К. Суворову (1948).

Г. Н. Монастырский, подметив внутри рода Oncorhynchus зависимость численности отдельных видов от темпа восстановления нерестового стада за счет пополнения (т. е. от их воспроизводительной способности), не учел при этом разного тяготения этих видов к пресноводной среде и претерпеваемую ими элиминацию. Естественно, Монастырский не смог привлечь для иллюстрации найденной им зависимости симу и оставил под вопросом кижуча, т. е. виды более скороспелые, чем все прочие дальневосточные лососи (за исключением горбуши), но имеющие, несмотря на это, очень малую численность.

Это обстоятельство нисколько не умаляет значения для численности того или иного вида его видовой воспроизводительной способности: если численность симы и кижуча такова, что она все-таки обеспечивает продолжение существования этих видов, то, прежде всего, благодаря их скороспелости, которая у кижуча подкрепляется еще и сравнительно высокой плодовитостью. Однако *главными факторами, определяющими численные различия видов внутри рода Oncorhynchus, является, несомненно, степень их тяготения к пресным водам, как видовое свойство, и элиминация, которой они подвергаются здесь.* Ни быстрый темп обновления нерестовых стад у симы и кижуча, ни сравнительно высокая плодовитость чавычи не могут, повидимому, вопреки длительной элиминации, претерпеваемой этими видами в пресной воде, поднять их численность на такой же уровень, как у кеты и горбуши.

Есть, правда, указания в отношении семги (Берг, 1948; Кучина 1935), что чем дольше задерживается ее молодь в реках, тем быстрее растет она в море и в некоторые реки быстрее возвращается на нерест. Но, как можно видеть из данных Е. В. Чумаевской-Световидовой (1935, стр. 298), 2 лишних года задержки некоторой части популяции осенней семги в реке сокращает срок пребывания в море примерно для 41% особей этой части популяции на 1 год. Таким образом, в смысле темпа обновления нерестового стада рассматриваемое явление не дает семге, как виду, никакого

выигрыша. Его можно, повидимому, рассматривать только как приспособительный ответ популяции на ту элиминацию, какой она подвергалась на протяжении пресноводного периода жизни. Естественно, что чем дольше задерживается молодь семги в реках, тем выше убыль ее от врагов и тем сильнее ответ популяции на эту убыль. Ускорение роста и созревания рыб при уменьшении плотности населения на местах выкорма — явление естественное и закономерное, имеющее, как показали В. В. Васнецов (1947) и Г. В. Никольский (1950), приспособительное значение. С другой стороны, можно предполагать, что чем дольше молодь лососевых живет на сравнительно скудном речном рационе и чем более крупной скатывается она в море, тем интенсивней ее питание в морских водах.

В связи с вышеизложенным небезинтересно лишний раз отметить, что нам известны у проходных лососей речные карликовые самцы, созревающие не уходя в море, но не известны карликовые самки. Кроме того, самцы молоди семги, как указывает Берг, ссылаясь, в частности, на А. Г. Смирнова (1935), «имеют склонность оставаться в реке дольше, чем самки». Одним словом, самки, т. е. воспроизводящие особи стада, как бы избегают слишком длительной задержки в пресной воде, что и естественно. Это, несомненно, адаптация, направленная на уменьшение элиминации и увеличение воспроизводительной способности воспроизводящей части вида. Что же касается созревания самцов в пресной воде, то, видимо, прав Г. В. Никольский (1950а), что это свойство обеспечивает виду наиболее рациональное использование кормовых ресурсов моря: они более полно используются в этом случае воспроизводящими особями вида — самками. Такое же приспособительное значение имеет, повидимому, и просто более длительная задержка самцов в пресной воде. Поскольку этим достигается, в конечном счете, увеличение воспроизводительной способности самок, то свойство самцов достигать половой зрелости, не уходя в море, есть также, повидимому, приспособительный ответ вида на ту элиминацию, которой он подвергается в пресной воде. В подтверждение сказанного напомним, что в роде Oncorhynchus нет жилых самцов только у кеты и горбуши, т. е. как раз у тех видов, которые подвергаются наименьшей элиминации в пресной воде.

Итак, скат в море повышает выживаемость и воспроизводительную способность видов лососевых до такого уровня, который обеспечивает им дальнейшее существование, а в некоторых случаях и высокую численность; длительная задержка в реках увеличивает элиминацию и уменьшает численность вида. У тех лососей, которым свойственна длительная задержка в пресной воде, выработался ряд приспособлений, смягчающих несколько последствия их элиминации; таковы: повышенная плодовитость, созревание части самцов в пресной воде, более ранний скат самок, ускорение темпа нагула, роста и созревания в морских водах при более позднем скате из рек и, возможно, другие, пока неизвестные нам.

Совершенно ясно, что, будь условия выкорма и роста молоди этих видов в пресной воде более благоприятными, элиминация ее была бы менее значительной. Таким образом, выживаемость молоди до ската в море обусловлена в значительной мере фактором питания, притом не только абсолютным количеством доступного корма, но и численностью кормящихся особей данного вида и других видов, вступающих с ним в конкуренцию на почве питания.

Чем дольше задерживается в реках молодь того или иного вида, тем в большей степени лимитируется его численность ограниченной кормностью пресных вод. Виды лососевых, молодь которых задерживается длительное время в пресной воде, не могут иметь большой численности: она не обеспечена кормовыми ресурсами нерестовых водоемов.

Будь количество врагов молоди лососевых в пресной воде меньше, чем это есть на самом деле, размножение этих видов было бы все равно

ограничено пищевым фактором — через замедление роста и удлинение периода обитания молоди в пресных водах [3]; это, в свою очередь, не только повысило бы ее элиминацию, но понизило бы темп обновления нерестовых стад, т. е. воспроизводительную способность вида. Отсюда совершенно очевидно, что, поскольку длительное пребывание в пресной воде есть видовое свойство, разрежение популяций этих видов, как это ни парадоксально на первый взгляд,— явление, необходимое для продолжения их существования. Будь это не так, мы не наблюдали бы между ними такого явления, как каннибализм.

Уничтожение хищников без основательного улучшения условий выкорма молоди, длительное время живущей в пресной воде (кижуч, сима, красная), дало бы скорее отрицательный, нежели положительный эффект. В то же время трудно представить себе увеличение выживаемости лососевой молоди путем элиминации хищников, если в их число входит и сама молодь лососевых, поедающая в довольно большом количестве, кроме других, и мальков своего же вида.

В конечном счете фактором, определяющим неизбежность и биологическую необходимость той элиминации, которой подвергаются красная, кижуч, сима и чавыча (в том числе и каннибализма), является свойственная этим видам длительная привязанность к пресной воде. Высокая численность этих видов может быть обеспечена только уменьшением их трофической связи с пресными водами и удлинением за этот счет периода нагула в морских водах, что и свойственно видам, имеющим высокую численность. Отсюда очевидно, что покровительство воспроизводству названных видов должно осуществляться, в первую очередь, через мероприятия, улучшающие условия питания, а значит, ускоряющие рост молоди в пресной воде и уход ее в море.

## 2. О происхождении проходного образа жизни лососевых

Современные условия жизни молоди проходных лососевых в пресных водах являются, на наш взгляд, лишним аргументом против гипотезы П. Ю. Шмидта (1947) о морском происхождении этих рыб и постепенном освоении ими проходного и чисто пресноводного образа жизни. Невозможно представить себе, чтобы для вида был полезен и закреплялся естественным отбором переход к образу жизни, при котором усиливается элиминация и который обусловливает возникновение и обострение антагонистических внутривидовых отношений, вплоть до каннибализма.

У проходных лососей рода Oncorhynchus процесс адаптации, несомненно, направлен в сторону все большего освоения морского образа жизни для молоди и взрослых особей вида. Одни виды успели в этом больше, другие меньше.

Кета и горбуша раньше вышли из пресных вод в море и в своей истории значительно дальше других проходных лососевых отошли от чисто пресноводного образа жизни. Они не образуют, как известно, жилых пресноводных форм и никогда не созревают в пресной воде, что в той или иной мере наблюдается у всех других Oncorhynchus и Salmo (карликовые самцы); мальки горбуши, живя в материнских реках в течение 1—2 месяцев и питаясь при этом (Сынкова, 1951), не приобретают той речной окраски, какая от рождения до ската из рек свойственна молоди других проходных лососевых и сохраняется всю жизнь у лососей, не покидающих пресные воды. Иначе говоря, горбуша совершенно утратила эту внешнюю черту своих пресноводных предков. Кета еще сохранила ее, но у многих мальков этого лосося пятна на теле едва заметны, так что в смешанных пробах не всегда легко сразу отличить малька кеты от маль-

[3] Удлинение срока пребывания молоди в пресной воде при плохом росте отмечается, в частности, для красной Ф. В. Крогиусом и для кижуча В. И. Грибановым.

ка горбуши. Таким образом, из двух этих видов, несомненно, наиболее «морским» является горбуша. Лишним доказательством этому служит то, что она в массе скатывается в море раньше кеты и питается в пресной воде менее интенсивно.

У лососевых, еще не ушедших столь далеко от пресноводного образа жизни, наблюдаются, как известно, внутривидовые различия по степени привязанности к пресным водам.

У красной имеются карликовые формы, живущие постоянно в озерах, куда обычная проходная красная не заходит. Относительно одной из этих форм (morpha Kennerlyi) известно (Берг, 1948, стр. 191), что по счетным признакам она не отличается от проходной. Часть этой карликовой нерки попадается во всех американских реках, где водится обычная красная. П. Ю. Шмидт приводит этот факт в качестве примера, иллюстрирующего образование чисто пресноводных форм из проходной рыбы (1947, стр. 244). Однако почему не предположить обратное,— что именно от таких карликовых озерных форм произошла проходная красная? Может быть, именно этим и объясняется, что на нерест проходная красная идет преимущественно в реки, имеющие в своих верховьях озера. Далее: в пресной воде молодь красной проводит обычно 1—2 года, но небольшая часть ее живет в реке до 3 лет, а некоторые мальки сплывают в первое лето после выклева из икры.

По такому типу, надо полагать, развивался переход от чисто пресноводного образа жизни к проходному и происходило относительное удлинение периода пребывания в море не у одной только красной, но, видимо, и у других лососевых. Такое же, как и у красной, разделение сроков ската молоди одного и того же поколения наблюдается, как известно, и у чавычи; оно свойственно также кижучу и симе, но с той разницей, что у этих видов не наблюдается ската мальков в первое лето жизни.

Наконец, разделение сроков ската наблюдается даже у кеты; здесь оно связано с принадлежностью к той или иной биологической группе. В бассейне Амура, в целом, а также, повидимому, и в каждой отдельной реке мальки осенней кеты задерживаются меньше, нежели мальки летней, и, отчасти, сплывают из рек почти тотчас же после выхода из нерестовых бугров (табл. 2 и 3).

Между прочим, из сказанного вытекает, что, сокращая длительность пребывания молоди проходных лососевых в пресной воде, мы действовали бы заодно с эволюцией образа жизни этих рыб и лишь ускоряли бы этот процесс.

Таблица 2

**Сроки ската, средняя длина и вес молоди кеты из разных рек Амурского бассейна 1951 г.***

| Река | Форма кеты | Сроки ската | | AC (в мм) | Вес (в мг) |
|---|---|---|---|---|---|
| | | начало | конец | | |
| Хор | Осенняя | 26.IV | 26.VI | 32,6 | 213,4 |
| Хиванда | „ | 3.V | 13.VI (?) | 32,4 | 268,6 |
| „ | Летняя | 13.VI (?) | 13.VII | 35,0 | 402,1 |
| Самня | „ | ? | 14.VII | 34,5 | 452,5 |
| Мы | „ | ? | 10.VII ** | 35,3 | 312,0 |

* Реки Хор и Мы — по материалам рыбоводно-мелиоративных станций Амуррыбвода. Река Самня — по наблюдениям В. В. Абрамова. Река Хиванда — собственные данные. В этой реке, соответственно двум ходам нерестовой кеты, наблюдаются две четко выраженные группы покатной молоди, чего нет в реках, посещаемых только одной формой кеты.

** В низовье реки Мы молодь летней кеты ловилась еще 29 июля. Средняя длина и вес 19 мальков, пойманных Б. Вронским (МГУ), составляют, соответственно, 52 мм и 1407 мг.

**Длина и вес мальков осенней кеты до выхода из грунта и в момент начала ската с того же нерестилища**

(Река Хиванда, 1951 г.)

| Дата | Состояние мальков | АС (в мм) | | Вес (в г) | | Число особей |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | пределы колебаний | M | пределы колебаний | M | |
| 16.IV | В грунте | 28—35 | 32,3 | 160—270 | 222 | 80 |
| 8.V—22.V | Покатные | 29—38 | 32,4 | 160—370 | 238,6 | 301 |

Каковы же, однако, исторические причины неодинаковой привязанности этих рыб к пресным водам?

По существу это вопрос о происхождении миграций,— о факторах, обусловивших некогда переход этих рыб от чисто пресноводного к проходному образу жизни.

Охрана потомства в эмбриональный и личиночный период обеспечивалась у пресноводных предков проходных лососевых зарыванием икры в грунт; уменьшение гибели от действия абиотических факторов гарантировалось откладыванием икры в нескольких местах или двумя-тремя отдельными порциями в одном нерестовом бугре (гнезда). Все эти особенности нереста сохранились у лососевых и после перехода к проходному образу жизни. В. В. Васнецов безусловно прав (1944), объясняя нерестовые миграции этих рыб тем, что они не нашли в море возможностей размножения, гарантирующих достаточную выживаемость икры, и вынуждены были поэтому сохранить места нереста в пресных водах.

Васнецов считает также, что это более обеспечило и выживаемость молоди, поскольку, по его словам, в реках потомство рыб на стадиях, следующих сейчас же после вылупления, подвергается меньшей опасности, чем в морях. Не оспаривая общую справедливость этого положения, надо заметить, что в частности, для рода Oncorhynchus оно верно лишь в отношении мальков, не покинувших еще нерестовые бугры. Если бы пребывание в море представляло для мальков лососевых больше опасности, чем в пресной воде, кета и горбуша не скатывались бы из рек так быстро и не имели бы в то же время столь высокую численность и меньшую плодовитость, нежели прочие проходные лососи.

Об элиминации, которой подвергается в пресной воде молодь этих рыб, достаточно говорилось выше. Уже отмечалось, что сокращение срока пребывания молоди лососевых в пресной воде повышает ее выживаемость до взрослого состояния. Отсюда мы приходим к выводу, что *катадромные миграции от мест размножения в низовья рек, а затем в море и вообще переход от чисто пресноводного к проходному образу жизни возникли у рассматриваемых рыб как приспособление, повышающее выживаемость молоди.* Закрепилось оно благодаря освоению богатейших пищевых ресурсов моря и возросшей обеспеченности популяций кормом.

Можно, повидимому, предполагать, что эти миграции возникли раньше всего у тех видов лососевых, молодь которых подвергалась в пресной воде наибольшей элиминации. К настоящему времени эти виды (горбуша и кета), естественно, более других отошли от пресноводного образа жизни и успели освоить более широкую область распространения в морских водах. Виды, подвергавшиеся меньшей элиминации, перешли к проходному образу жизни позже. В водоемах, сравнительно бедных ихтиофауной, в частности хищными рыбами, некоторые из них остались в виде жилых форм.

Правда, по Бергу (1948, 1948а), жилые формы семги, кумжи и красной являются вторично пресноводными. В пользу этого взгляда, не раз-

деляемого В. В. Чернавиным, А. Н. Державиным и в последнее время В. И. Владимировым, Берг приводит, в частности, «ту легкость, с какой проходные кумжа и лосось превращаются в жилые пресноводные формы». По нашему представлению, эта легкость свидетельствует прежде всего о том, что кумжа и семга сами сравнительно недавно произошли от таких же жилых форм. Если бы они далеко ушли от пресноводного образа жизни, они вряд ли могли бы с такой легкостью вновь становиться чисто пресноводными рыбами.

Кроме того, если переход от пресноводного к проходному образу жизни понятен — это дает значительные преимущества в отношении питания, роста, выживаемости, - то обратный переход к пресноводному образу жизни можно объяснить разве только невозможностью обратного ската молоди в море. Поэтому мы склоняемся к тому взгляду, что пресноводные формы Oncorhynchus и Salmo являются, в подавляющем большинстве случаев, исконно пресноводными.

Обилие пресноводных Salmo свидетельствует, несомненно, о том, что для этого рода нашлись в пресной воде более благоприятные условия выживания, чем для Oncorhynchus. Как правило, пресноводные формы лосося и кумжи населяют водоемы, сравнительно бедные ихтиофауной, в частности хищными рыбами [так, в оз. Севан, например, кроме форелей, водятся еще несколько видов рыб, в том числе сиг, завезенный сюда только в 1924 г. (Павлов, 1947); среди них нет ни одного хищника]. Видимо, этим, в значительной мере, объясняется более поздний переход лосося и кумжи к проходному образу жизни.

### Литература


Берг Л. С., 1935. Материалы по биологии семги, Изв. ВНИОРХ, XX.— 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 1. – 1948а. О происхождении форелей и других пресноводных лососевых, Сборник памяти акад. С. А. Зернова.

Бирман И. Б., 1951. Качественные показатели стад и динамика численности осенней кеты Амура. Изв. ТИНРО, XXXV.

Васнецов В. В., 1944. Происхождение нерестовых миграций проходных рыб, Зоол. журн., XXVIII, вып. 5.— 1947. Рост рыб, как адаптация, Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, II, вып. 1.

Грибанов В. И., 1948. Кижуч. Изв. ТИНРО, XXVIII.

Кагановский А. Г., 1949. Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши, Изв. ТИНРО, XXXI.

Крогиус Ф. В., 1949. Зависимость численности красной [Oncorhynchus nerka (Walb.)] от условий размножения и биологии молоди, автореферат диссертации.— 1951. О динамике численности красной, Изв. ТИНРО, XXXV.

Кузнецов И. И., 1937. Кета и ее воспроизводство.

Кучина Е. С., 1935. Биология и промысел семги р. Сояны (притока реки Кулоя), Изв. ВНИОРХ, XX.

Монастырский Г. Н., 1949. О типах нерестовых популяций рыб, Зоол. журн., XXVIII, вып. 6.

Навозов-Лавров Н. П., 1927. Промысел и экология лососевых р. Амура, Произв. силы ДВ, IV

Никольский Г. В., 1950. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб, Зоол. журн., XXIX, вып. 1.— 1950а. Частная ихтиология.

Павлов П. И., 1947. Результаты интродукции сига в озеро Севан, Тр. Севанской гидробиол. ст., VIII.

Семко Р. С., 1939. Камчатская горбуша, Изв ТИНРО, XVI.— 1948. О биоценотических взаимоотношениях тихоокеанских лососей и гольцов в нерестововыростных участках р. Большой (западное побережье Камчатки), Зоол. журн., XXVII, вып. 1

Смирнов А. Г., 1935. Семга р. Пинеги, ее жизнь и промысел, Изв. ВНИОРХ, XX.— 1947. Состояние запасов амурских лососей и причины их численных колебаний, Изв. ТИНРО, XXV.

Суворов Е. К., 1948. Основы ихтиологии.

Сынкова А. И., 1951. О питании тихоокеанских лососей в камчатских водах, Изв. ТИНРО, XXXIV.

Чумаевская-Световидова Е. А., 1935. Материалы по биологии мезенской семги, Изв. ВНИОРХ, XX.

Шмидт П. Ю., 1947. Миграции рыб.

Foerster R. E. a. Ricker W. E., 1941. The effect of reduction of predacious fish on survival of young Sockeye Salmon at Cultus lake. J. Fish. Res. Bd., Canada, 4.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# О НАХОЖДЕНИИ ТИХООКЕАНСКОГО ОСЕТРА (ACIPENSER MEDIROSTRIS AYRES) В БЕРИНГОВОМ МОРЕ

**А. П. АНДРИЯШЕВ и К. И. ПАНИН**

**Зоологический институт Академии наук СССР
и Камчатское отделение ТИНРО**

В июле 1951 г. в Олюторском заливе Берингова моря был пойман взрослый экземпляр тихоокеанского осетра (Acipenser medirostris Ayres). Для Берингова моря это первая достоверная документированная находка представителя семейства осетровых.

Распространение тихоокеанского осетра, по современным данным, представляет пример прерывистого ареала амфипацифического типа (Андрияшев, 1939). Этот проходной эндемичный северотихоокеанский вид, наиболее близко стоящий к атлантическому A. sturio L., известен в умеренных широтах азиатского и американского побережий, но до сих пор не был найден в Беринговом море и в большей части Охотского моря. У тихоокеанского побережья Северной Америки A. medirostris (под названием з е л е н ы й осетр) достоверно известен от залива Монтерей близ Сан-Франциско до р. Фрейзер и о. Ванкувер (Британская Колумбия). С другой стороны, азиатский представитель этого вида — с а х а л и н с к и й осетр, распространен в Японском море от Корейского залива до р. Датта в районе Советской Гавани, а также у берегов Хоккайдо и Сахалина, изредка он заходит в Амур, где его молодые экземпляры известны у местных рыбаков под названием «стерляди» (Солдатов, 1915). Промысловое значение сахалинского осетра невелико, зеленый осетр, повидимому, еще более редок.

О более северных, чем указано выше, находках тихоокеанского осетра сведения менее достоверны. Эверман и Гольдсборо (Evermann a. Goldsborough, 1907) с чужих слов сообщают о поимке в 1897 г. двух зеленых осетров длиной по 120 см в р. Медной[1] на тихоокеанской стороне п-ва Аляска близ о. Кадьяк. Берг (1948) предполагает, что осетры, пойманные в 1896 г. у Ямска (Пенжинский залив) и у западного берега Камчатки, принадлежали к A. medirostris. Наибольший интерес для нас представляют данные Палласа (1811), описавшего, по рукописи Д. Л. Мерка, окраску какого-то осетра («Affinem Acip. ruthenos») с о-ва Канага из группы Андреяновских островов Алеутской гряды. Позднее Фитцингер (Fitzinger u. Heckel, 1836) дал ему особое название (A. aleutensis Fitz.), при этом, однако, ошибочно использовав для характеристики алеутского осетра данные Палласа о вариации числа жучек у шести экземпляров настоящей стерляди (Берг, 1911, стр. 290, примеч.). Американские авторы (Kirsch a. Fordice, 1889; Jordan, Evermann a. Clark, 1930, и др.) ста-

---

[1] По Чаликову (1949), A. medirostris распространен от р. Зеленой (Аляска) до р. Колорадо (Калифорнийский залив); нам не удалось найти в специальной литературе каких бы то ни было данных, подтверждающих подобное распространение тихоокеанского осетра.

вили A. aleutensis в синонимию белого осетра (A. transmontanus Rich.), в то время как Берг (1911) видел больше оснований для отождествления его с A. medirostris. Наша находка скорее подтверждает точку зрения Л. С. Берга (1948, стр. 96), писавшего, что этот вид «...по американскому побережью известен... до р. Колумбии, но вероятно есть и в Беринговом море». Вместе с тем, наши новые данные должны быть оценены с большей осторожностью как единственная находка этого проходного вида в районе, хорошо освоенном береговым промыслом. Едва ли будет правильно продвигать северную границу тихоокеанского осетра до Олюторского залива; скорее можно предположить, что наш экземпляр принадлежит к числу единичных особей, лишь изредка, в благоприятные годы, выходящих на север за пределы коренного ареала. Если это так, то интересно попытаться выяснить, откуда вероятнее всего пришел этот осетр в Олюторский залив — от берегов Сахалина или с американской стороны? Для этого, кроме эколого-зоогеографических соображений, могли бы быть использованы систематические данные и паразитологический анализ.

По вопросу о систематических отношениях азиатской и американской форм A. medirostris до настоящего времени, к сожалению, нет ясности. Предположение Шмидта (1904) об их большой близости или даже тождестве было впоследствии подтверждено Бергом (1911), однако в самое последнее время Линдберг (1947) называет сахалинского осетра A. medirostris mikadoi Hilg., не давая, правда, обоснований для выделения азиатского подвида. Шмидт (1950), ссылаясь на неопубликованные данные Г. У. Линдберга, считает, что подвид mikadoi «...обнаруживает в среднем большее число лучей в анальном плавнике и меньшее число жучек в боковых и брюшных рядах». К сожалению, малое число исследованных особей, особенно американских, делает весьма затруднительным выявление характера и степени различий.

Меристические признаки сахалинского осетра, по данным отечественных авторов (Берг, 1911; Солдатов, 1915), для девяти экземпляров, таковы: D 36—40, A 25—29; спинных жучек 8—10, боковых 26—31, брюшных 6—8, жаберных тычинок 18—20. Американские авторы (Kirsch a. Fordice, 1889; Jordan a. Evermann, 1896; Clemens a. Wilby, 1946) для зеленого осетра указывают D 33—36, A 22—28; спинных жучек 8—11, боковых 23—30, брюшных 7—10. Как видно, различия намечаются в числе лучей в D, а также в числе боковых и брюшных жучек. Однако, если учесть и другие данные о зеленом осетре (Ayres, 1854; Duméril, 1870), а по азиатской форме — подсчеты у хоккайдских осетров (Jordan a. Snyder, 1906; Tanaka, 1912; Okada a. Matsubara, 1938), то эти различия затушевываются (цифры для американской формы даны в скобках): D 35—43 (29—41), A 25—31 (18—34); спинных жучек 7—10 (8—11), боковых 26—36 (23—30), брюшных 6—9 (7—10). Числу лучей в плавниках, по данным разных авторов, вряд ли можно придавать существенное значение, так как возможны неточности в подсчете передних укороченных лучей, которые, особенно у крупных экземпляров, обнаруживаются с трудом и не всеми авторами одинаково точно учитываются. Весьма вероятно, что при анализе меристических признаков у большего числа экземпляров будут установлены заметные трансгрессивные различия подвидового характера между западной и восточной формами в числе боковых и брюшных жучек; имеющийся в нашем распоряжении коллекционный и литературный материал не позволяет с уверенностью говорить даже об этом. Мало помогают решению вопроса и пластические признаки, в связи с полным отсутствием сравнительных материалов по зеленому осетру, а также принимая во внимание большую возрастную и индивидуальную изменчивость формы рыла и других признаков у осетровых вообще.

Беринговоморский экземпляр тихоокеанского осетра был пойман 21 июля 1951 г. ставным неводом у побережья Олюторского залива в 5 км

западнее устья р. Апука. Заведующим технохимической лаборатории Олюторского рыбкомбината Е. М. Барановым эта интересная находка была сохранена и передана Камчатскому отделению Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии в Петропавловске-на-Камчатке; в настоящее время она хранится в Зоологическом институте АН СССР (№ 33033). Меристические признаки этого экземпляра таковы: D 40, A 27, спинных жучек[2] 10, боковых 25—26, брюшных 3 + 7, жаберных тычинок 8 + 14 = 22.

Спинные жучки мало различаются по высоте, которая постепенно возрастает от передних к шестой-седьмой жучкам; передние пять жучек несут хорошо развитые гребни, которые, все более и более зазубриваясь кзади, превращаются в шипы у седьмой-девятой жучек; десятая жучка представляет собой большую, грубо гранулированную пластинку без шипа и киля, расположенную перед самым началом спинного плавника. Брюшные жучки (с левой стороны 25, с правой — 26) считались без последней, очень маленькой пластиночки, имеющей грануляцию, но лишенной киля (т. е. так же, как считал Л. С. Берг у экземпляра из залива Петра Великого, ЗИН АН СССР, № 17980). Брюшные жучки неоднородны: первые три представляют собой небольшие, сильно гранулированные пластинки без шипов и почти без килей; за ними расположены собственно брюшные жучки — семь крупных, вооруженных шипами пластинок. Количество дополнительных жучек без шипов и гребней (на хвостовом стебле и впереди А) не выходит за указанные для вида пределы; пластинок впереди анального отверстия нет. Характерно, что между спинным и боковыми рядами жучек нет более или менее крупных, расположенных рядом пластинок, характерных для сахалинского осетра; это пространство у олюторского экземпляра покрыто более однородными по величине, грубо гранулированными мелкими пластиночками, причем лишь у самых крупных из них (до 0,5 диаметра орбиты) хорошо выражена радиальная зернистость. Сходные мелкие пластиночки густо покрывают остальную поверхность боков и брюха. У экземпляра из залива Петра Великого (ЗИН АН СССР, № 17980; абсолютная длина 83 см) под спинными жучками имеется по крайней мере два ряда звездчатых пластинок, почти равных диаметру орбиты. У экземпляра из Хакодатэ (ЗИН АН СССР, № 12938; абсолютная длина 69,5 см) развит лишь один ряд крупных звездчатых пластинок, но у крупного японского экземпляра Танаки (1912, рис. 127—129) длиной 185 см хорошо выражен верхний ряд крупных звездчатых пластинок (равных диаметру орбиты) и под ним еще второй, неправильный, ряд из более мелких пластинок. В наших коллекциях нет типичных (американских) A. medirostris, американские же авторы (Jordan a. Evermann, 1896) указывают пять рядов звездчатых пластинок, между которыми рассеяны более мелкие. Как видно, имеющийся материал недостаточен для суждения о характере вооружения спины у этих форм; весьма вероятно, что этот признак подвержен значительной индивидуальной и возрастной изменчивости.

Рыло у нашего экземпляра небольшое, заостряющееся к вершине. Усики в проксимальной части сжаты с боков, прикреплены немного ближе к переднему краю рта, чем к вершине рыла. Жаберные тычинки не веерообразные. Первый луч грудного плавника слабый. Измерения в процентах абсолютной длины тела: длина головы 21,4, длина основания D 8,5, длина основания A 7,1, длина грудного плавника 12,6; измерения в процентах длины головы: длина рыла 43,3, длина заглазничного пространства 47,1, расстояние от вершины рыла до основания усиков 22,9, заглазничная ширина головы 47,1, ширина межглазничного пространства 34,4, длина грудного плавника 58,8.

---

[2] За первую считалась жучка, непосредственно сидящая за occipitale superius (Берг, 1911, стр. 143).

Окраска до фиксации, по описанию Е. М. Баранова: спина серая, голубоватая у жучек, бока серовато-белые, переходящие в интенсивно-желтый цвет на брюхе. После хранения в крепком тузлуке, а затем в спирту, желтая окраска исчезла.

Абсолютная длина [3] 112 см; вес 9,61 кг; самец с незрелыми молоками; в желудке обнаружены остатки ракообразных и мальков рыб (по данным Е. М. Баранова).

Неясность систематических различий западной и восточной форм тихоокеанского осетра не позволяет с уверенностью установить происхождение олюторского экземпляра. По наименее надежному систематическому признаку (число лучей в D) он ближе к сахалинскому осетру, однако по числу боковых жучек (25) его можно скорее определить как типичного A. medirostris. Если считать брюшные жучки вместе с недоразвитыми передними (3 + 7), то и по этому признаку олюторский экземпляр должен быть отнесен к американской форме, так как у сахалинского осетра брюшных жучек лишь шесть-восемь (у японских экземпляров редко до девяти).

На жабрах нашего экземпляра паразитов не оказалось (Б. Е. Быховский), они были совершенно чистыми. Интересно, что сахалинский осетр обычно обильно заражен эндемичным для него крупным моногенетическим сосальщиком Paradiclybothrium pacificum Bych. et Guss. Весьма характерно, что амурский осетр (A. schrenki Br.), наиболее близко стоящий к сибирскому осетру (A. baeri Br.), заражен и общим с ним жаберным паразитом Diclybothrium armatum Leuck., широко распространенным и на атлантических видах осетровых (Быховский и Гусев, 1950); на сахалинском осетре этот вид сосальщика не встречается.

Проникновение южных элементов в Берингово море имеет место у юго-восточных берегов Камчатки, куда в теплые годы доходят дальневосточная сардина, японский анчоус, сайра, морской лещ (Brama japonica Hilg.) и др. Сходное явление, повидимому, имеет место и у берегов Аляски, откуда иногда к восточным берегам Камчатки приходит сельдь-шэд, а Наваринского района достигают американский стрелозубый палтус (Atheresthes stomias Jord. et Gilb.), бычок Ulca bolini Myers и некоторые другие американские формы. Для олюторского осетра допустимы оба эти пути расселения. На основании вышеизложенного, последний путь нам кажется более вероятным, хотя без дополнительных материалов этого и нельзя утверждать с уверенностью.

### Литература


Андрияшев А. П., 1939. Об амфипацифическом (японо-орегонском) распространении морской фауны в северной части Тихого океана, Зоол. журн., XVIII, 2.

Берг Л. С., 1911. Рыбы, т. I (Marsipobranchii, Selachii и Chondrostei), Фауна России, изд. Зоол. муз. АН, СПб, III.—1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 1, Опред., изд. Зоол. ин-том АН СССР, 27.

Быховский Б. Е. и Гусев А. В., 1950. Сем. Diclybothriidae (Monogenoidea) и его положение в системе, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, XII.

Линдберг Г. У., 1947. Предварительный список рыб Японского моря, Изв. Тихоокеанск. н.-иссл. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., XXV.

Паллас, 1811. Zoographia rosso-asiatica, III. Petropoli.

Солдатов В. К., 1915. Исследование осетровых Амура, Мат. позн. русск. рыбол., III, 12.

Чаликов Б. Г., 1949. Сахалинский осетр, в кн. Пром. рыбы СССР, Пищепромиздат.

Шмидт П. Ю., 1904. Рыбы восточных морей Российской империи, Изд. Рус. геогр. об-ва.— 1950. Рыбы Охотского моря, Тр. Тихоокеанск. комитета АН СССР, VI.

Ayres W. O., 1854. Description of new fishes from California, Proc. Calif. Acad. Nat Sci., I.

Clemens W. A. a. Wilby G. V., 1946. Fishes of the pacific coast of Canada. Bull. Fisch. Res. Board, Canada, LXVIII.

Duméril A., 1870. Histoire naturelle des poissons ou ichtyology générale, II, Paris.


---

[3] При измерении на месте поимки (повидимому, мерной лентой) указана длина 126,5 см.

Evermann B. W. a. Goldsborough E. L., 1907. The fishes of Alaska, Bull. U. S. Bur. Fish., XXVI.

Fitzinger L. J. u. Heckel J., 1836. Monographische Darstellung der Gattung Acipenser, Ann. Wien. Mus. Naturg.

Hilgendorf F., 1892. Sitzungs-Berichte Gesellsch. Naturforsch. Freunde, Berlin.

Jordan D. S. a. Evermann B. W., 1896. Fishes of North and Middle America, I, Bull. U. S. Nat. Mus. 47.

Jordan D. S., Evermann B. W. a. Clark H. W., 1930. Check list of fishes and fishlike vertebrates of North and Middle America, Rept. U. S. Comm. Fish. (1928), part. II.

Jordan D. S. a. Snyder J. O., 1906. A synopsis of sturgeons (Acipenseridae) of Japan, Proc. U. S. Nat. Mus., XXX.

Kirsch Ph. H. a. Fordice M. W., 1889. A review of the american species of sturgeons (Acipenseridae), Proc. Acad. Nat. Sci Phila.

Okada J. a. Matsubara K., 1938. Keys to the fishes and fish-like animals of Japan. Tokyo a. Osaka.

Tanaka Sh., 1912. Figures and descriptions of the fishes of Japan, Tokyo, VIII.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# ПЕРВЫЕ АРТЕРИАЛЬНЫЕ ДУГИ И РАЗВИТИЕ СИСТЕМЫ СОННЫХ АРТЕРИЙ У АМФИБИЙ

Академик И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

Зоологический институт Академии наук СССР

У всех рыб впереди от жаберных артериальных дуг развиваются еще две полные артериальные дуги — челюстная и гиоидная. У наземных позвоночных они обычно также закладываются, но рано прерываются и иногда недоразвиваются. В частности, у амфибий не развивается гиоидная дуга и очень рано прерывается связь челюстной дуги с артериальным стволом. Однако и у рыб во время индивидуального развития происходят значительные изменения в распределении артерий, развивающихся на базе первых двух артериальных дуг.

Как у рыб, так и у амфибий жаберные артериальные дуги зародышей разделяются во время образования жабер на приносящие жаберные артерии, связанные с артериальным стволом, и выносящие жаберные артерии, впадающие либо прямо, либо через парные «корни» в спинную аорту. У рыб, в связи с развитием гиоидной полужабры и челюстной (спиракулярной) «ложножабры», такое разделение наступает и в первых двух артериальных дугах. У амфибий не развивается ни гиоидная полужабра, ни спиракулярная «ложножабра». Поэтому, собственно, и нельзя говорить о приносящих и выносящих сосудах челюстной и гиоидной дуг у них. Однако по связям остатков этих дуг с артериальным стволом или с системой выносящих артерий мы можем судить о происхождении тех или иных артерий, развивающихся из первых двух дуг.

Уже у рыб, начиная с селахий, приносящая часть челюстной артериальной дуги довольно рано теряет связь с артериальным стволом и соединяется продольным анастомозом с нижними концами выносящей гиоидной и выносящей первой жаберной артерии. У селахий и у многих других рыб (например у Amia) такие анастомозы образуют одну непрерывную гипобранхиальную артерию, связывающую между собой вентральные концы всех выносящих жаберных артерий. От гипобранхиальной артерии отходят вперед ветви, снабжающие кровью область переднего конца висцерального аппарата («языка»), нижнюю челюсть и щитовидную железу. Далее отходят ветви, снабжающие вентральную часть жаберного аппарата. Назад отходит крупная ветвь, снабжающая сердце. У высших рыб гипобранхиальная артерия снабжается кровью обычно лишь от первой и второй выносящих жаберных артерий.

Кроме вентрального анастомоза, у большинства низших рыб, в особенности у селахий и у осетровых, развивается еще один анастомоз, соединяющий среднюю часть выносящей гиоидной артерии с челюстной дугой. По этому анастомозу артериальная кровь поступает в спиракулярную жабру после разрыва связи с вентральной частью челюстной артерии.

При редукции гиоидной полужабры у высших рыб теряется и приносящая гиоидная артерия. Выносящая гиоидная артерия сохраняет свою

связь с корнями аорты, а иногда и с гипобранхиальной артерией и служит для снабжения кровью жаберной крышки, гиоидной мускулатуры и прилежащих частей головы.

Челюстная артериальная дуга, как сказано, прерывается под спиракулярной жаброй. Она сохраняется дорсально в связи с корнями спинной аорты и вентрально в виде небольшого, обыкновенно, остатка в связи с гипобранхиальной артерией. Таким образом, обе первые артериальные дуги дают у рыб начало артериям, связанным дорсально с корнями спинной аорты или вентрально с гипобранхиальной артерией.

Интересно, что у амфибий не только развивается полная челюстная дуга, но устанавливаются те же самые связи ее производных, как и у рыб. Хотя у амфибий полная гиоидная дуга, повидимому, не развивается, однако у них обнаруживаются затем те же производные артерии этой дуги, которые имеются у высших рыб.

О сонных артериях как обособленной системе, снабжающей кровью голову, можно говорить только в применении к наземным позвоночным. Однако и у рыб имеются гомологичные артерии с той же областью снабжения. Они только не обособлены от остальной артериальной системы в той мере, как они обособлены у наземных позвоночных.

Внутренняя сонная артерия рыб представляет переднее продолжение корней аорты, т. е. часть общей системы артерий спинной аорты. Ее началом условно считают место отхода arteria orbitalis. Однако у наземных позвоночных гомолог орбитальной артерии — art. facialis, или art. stapedia, является ветвью внутренней сонной артерии. Началом последней оказывается артерия, развивающаяся из третьей дуги аорты и гомологичная выносящей артерии первой жаберной дуги. Поэтому и у рыб к внутренней сонной артерии следовало бы относить не только орбитальную артерию, но и бо́льшую часть выносящей гиоидной и выносящую первую жаберную артерию. Как видно, границы внутренней сонной артерии у рыб могут быть только условными.

У рыб название art. carotis externa иногда применяют (Эллис и др.) по отношению к орбитальной артерии. Ни о какой гомологизации при этом не может быть и речи — это чисто топографическое обозначение. Гомологом наружной сонной артерии наземных позвоночных является у рыб переднее продолжение гипобранхиальной артерии. Это обычно небольшие сосуды, фигурирующие под названием art. lingualis и связанные иногда с вентральными частями челюстных или гиоидных артерий, через посредство которых они иногда сообщаются и с внутренней сонной артерией. История развития системы сонных артерий у амфибий ясно показывает ее связь с первыми двумя артериальными дугами, ее разделение с разрывом этих дуг и, наконец, ее полное обособление от остальной артериальной системы. Она показывает также, как первоначальное снабжение внутренней сонной артерии со стороны спинной аорты заменяется ее снабжением со стороны артериального ствола, т. е. брюшной аорты. Эта замена связана с утратой жаберного дыхания во время метаморфоза.

Однако история развития кровеносной системы амфибий столь мало изучена, что здесь остается еще много неясного, тем более, что скудные литературные данные оказываются во многом противоречивыми. Так, по Мауреру (Maurer, 1888), челюстная дуга бесхвостых амфибий развивается, как и у хвостатых, на всем своем протяжении. Между тем Маршалл и Блес (Marshall a. Bles, 1890) отрицают связь челюстной артерии с артериальным стволом на какой бы то ни было стадии. По Мауреру, гиоидная дуга у амфибий вовсе не развивается. Между тем Маршалл и Блес описывают рудимент этой дуги у Rana temporaria. По Мауреру, наружная сонная артерия развивается у амфибий за счет вентрального отдела челюстной дуги. Однако Маршалл и Блес отрицают всякое участие последней в развитии наружной сонной артерии. Последняя образуется,

…ным сосудам, сразу как самостоятельное продолжение выносящей артерии первой жаберной дуги.

## 1. Артериальный ствол и артериальные дуги амфибий

Как и у высших рыб (по Ф. Морову, 1909), артериальные дуги амфибий развиваются путем слияния изолированных вначале полостей без оформ-

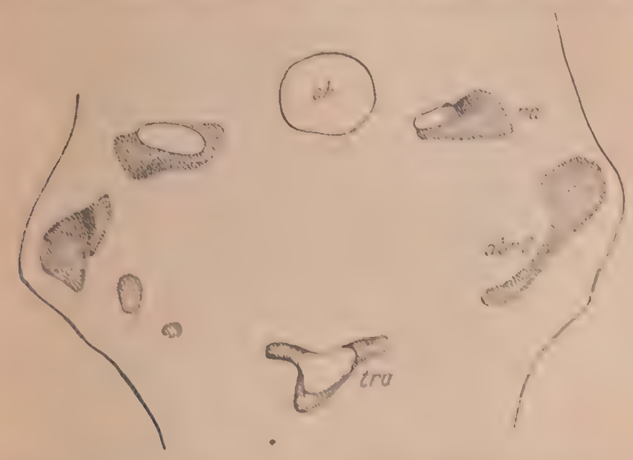



**Рис. 1. Реконструкция зачатка второй жаберной артериальной дуги эмбриона Rana esculenta 5 мм длиной, по поперечным срезам**

*abr2* — кровеносные полости без стенок в области второй первичной жаберной дуги; *ch* — хорда; *ra* — корни аорты; *tra* — артериальный ствол

ленных стенок, появляющихся в области средней части первичных висцеральных дуг. Во всяком случае, такие изолированные полости совершенно ясно видны у молодых эмбрионов бесхвостых амфибий (рис. 1). У хвостатых они рано соединяются дорсально между собой и с корнями спинной аорты (рис. 2). Позднее устанавливается проходимая связь с артериальным стволом (рис. 3).

Первой развивается челюстная дуга. У хвостатых амфибий она формируется сразу как очень мощный сосуд. Как и у рыб, она играет вначале большую роль, служа на самых ранних стадиях развития эмбрионального кровообращения единственным каналом, по которому кровь перегоняется из сердца и артериального ствола в систему спинной аорты.

Рис. 2. Реконструкция зачатка третьей жаберной артериальной дуги эмбриона Hynobius Keyserlingii 8 мм длиной, по поперечным срезам

*abr3* — зачаток артериальной дуги; *br3* — зачаток третьей наружной жабры (бугорок со значительным утолщением эпидермиса); *Se* — зачаток вентральной выносящей артерии («анастомоза»). Остальные обозначения см. рис. 1

Вслед за челюстной артериальной дугой развиваются примерно одновременно третья и четвертая артериальные дуги, лежащие в первых двух первичных жаберных дугах (рис. 4). Позднее развивается у хвостатых амфибий пятая артериальная дуга и, наконец, еще заметно позднее — шестая дуга, лежащая в последней, т. е. четвер-

той, жаберной перегородке. Формируются они, как сказано, первоначально в своей дорсальной части (рис. 2 и 5, *abr 3*).

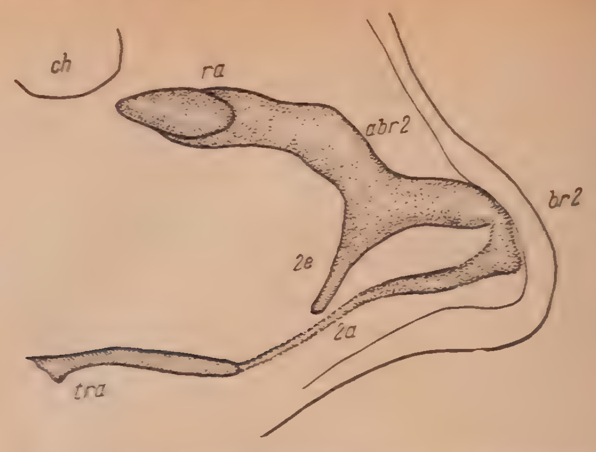



**Рис. 3. Реконструкция зачатка второй артериальной жаберной дуги Hynobius Kayserlingii 8 мм длиной, по поперечным срезам**

*br2* — зачаток наружной жабры (бугорок с утолщением эпидермиса); *2a* и *2e* — зачатки приносящей и выносящей жаберных артерий. Остальные обозначения см. рис. 1

У бесхвостых амфибий челюстная артериальная дуга далеко не достигает такого развития, как жаберные артериальные дуги. Кроме того, одно-

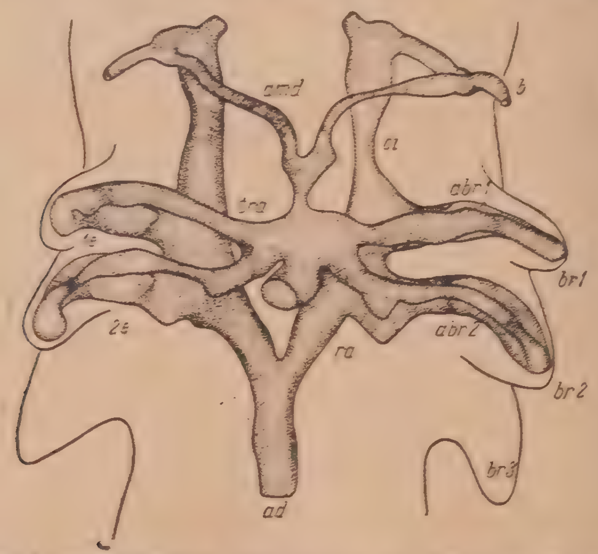



**Рис. 4. Реконструкция артериальных дуг Hynobius Kayserlingii 8,5 мм длиной, по фронтальным срезам. Вид с брюшной стороны**

*abr1*, *abr2* — жаберные артериальные дуги; *ad* — спинная аорта; *amd* — челюстная артериальная дуга; *r* — артерия балансера; *br1*, *br2*, *br3* — зачатки наружных жабер; *ci* — внутренняя сонная артерия; *ra* — корни аорты; *tra* — артериальный ствол; *1e*, *2e* — зачатки выносящих артерий в виде вентральных отростков (ср. рис. 3)

временно с первыми двумя жаберными артериальными дугами немного впереди от первой из них развивается артерия, отходящая совместно с челюстной артериальной дугой от переднего края артериального ствола.

Эта артерия располагается вдоль заднего края вентральной поверхности зачатка гиоида, т. е. занимает типичное положение второй (гиоидной) артериальной дуги. Гиоидная артерия не является, однако, полной артериальной дугой: она лишена дорсальной своей части. Хотя в соответствующем месте от корней аорты (внутренней сонной артерии) дорсально отходит сосуд, который должен быть признан за остаток гиоидной дуги (рис. 8), мне пока не удалось установить связи между небольшой дорсальной и значительной вентральной гиоидными артериями.

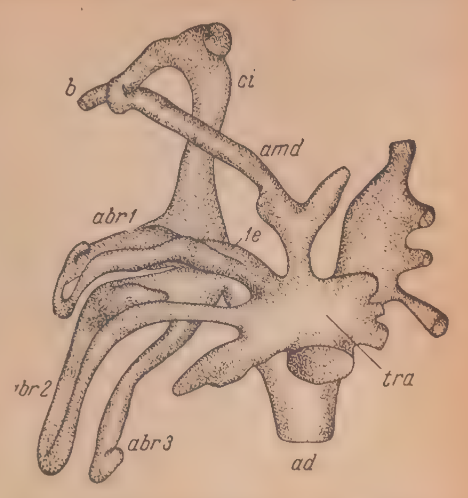



Рис. 5. Реконструкция артериальных дуг Hynobius Kayserlingii 9 мм длиной, по фронтальным срезам. Вид с брюшной стороны

*1e* — вентральный отдел первой выносящей жаберной артерии. Остальные обозначения см. рис. 2 и 4

Вентральная гиоидная артерия (рис. 6, 7) лежит под зачатком гиоида и покрывается снизу зачатком мышцы musculus ceratohyoideus, вдоль заднего края которой она идет в латеральном направлении. Она снабжает указанную мышцу и обильно разветвляется в оперкулярной складке.

У амфибий вообще артериальный ствол имеет вид короткой и широкой камеры, от которой по бокам отходят артериальные дуги (позднее — приносящие жаберные артерии). Однако у хвостатых амфибий на ранних стадиях развития артериальный ствол несколько длиннее вследствие наличия переднего его продолжения, несущего отход челюстных артериальных дуг (рис. 4, 5,

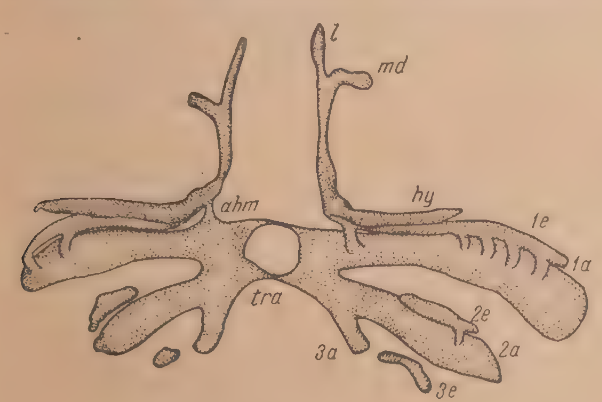



Рис. 6. Реконструкция артериальных дуг эмбриона Rana temporaria 7 мм длиной, по фронтальным срезам

*ahm* — совместный отход от артериального ствола гиоидной и челюстной артериальных дуг; *hy* — гиоидная артерия; *l* — язычная артерия; *md* — челюстная артериальная дуга; *tra* — артериальный ствол; *1a*, *2a*, *3a* — приносящие отделы артериальных дуг; *1e*, *2e*, *3e* — зачатки выносящих жаберных артерий

6). Получается впечатление, как будто обе челюстные артериальные дуги отходят одним общим непарным стволом. У бесхвостых артериальный ствол еще более сокращен, чем у хвостатых амфибий. У них нет переднего продолжения артериального ствола и поэтому челюстные артериальные дуги отходят, как и другие дуги, по бокам широкого артериального ство-

ла, т. е. они имеют здесь явно парное отхождение. Гиоидная артерия отходит, однако, совместным стволом с челюстной дугой (рис. 6, *ahm*). В этом, впрочем, нет ничего исключительного, так как и у рыб обе первые артериальные дуги — челюстная и гиоидная — отходят часто совместно от одной парной ветви артериального ствола (селахии, Amia, Lepidosteus). Кроме того, и задние артериальные дуги амфибий связаны своими основаниями и отходят от брюшной аорты также совместными парными стволами.

## 2. Внутренняя сонная артерия и ее основные ветви

Внутренняя сонная артерия амфибий развивается как непосредственное переднее продолжение корней аорты (рис. 4, 5). Задней ее границей мы будем считать у личинок место впадения первой выносящей жаберной артерии. У молодых личинок (точнее, у зародышей) она соединяется через посредство челюстной артериальной дуги с артериальным стволом. Однако эта связь рано прерывается вследствие редукции переднего конца артериального ствола. Вслед за этим прерывается и связь с зачатком наружной сонной артерии в результате редукции вентральной части челюстной дуги. Дорсальная часть челюстной дуги остается у личинок хвостатых амфибий в связи с внутренней сонной артерией и дает начало довольно крупной челюстной артерии (art. quadrato - mandibularis), снабжающей челюсти и часть челюстной мускулатуры (рис. 13 и 14). Гиоидная артериальная дуга у амфибий полностью не развивается. Однако у хвостатых амфибий на ее месте как ветвь внутренней сонной артерии развивается иногда гиоидная артерия и ее производная — орбитальная артерия. Эти артерии испытывают, в особенности ко времени метаморфоза, значительные преобразования, которые уже описаны мною в другом месте (Шмальгаузен, 1953). Они сводятся, в основном, к тому, что как челюстные, так и остатки гиоидных артерий, связываясь между собой продольными анастомозами, переносят свой отход далее назад — на системную дугу аорты. В задней части внутренней сонной артерии остается тогда лишь одна более крупная боковая ветвь — орбитальная артерия, которая, впрочем, также нередко редуцируется.

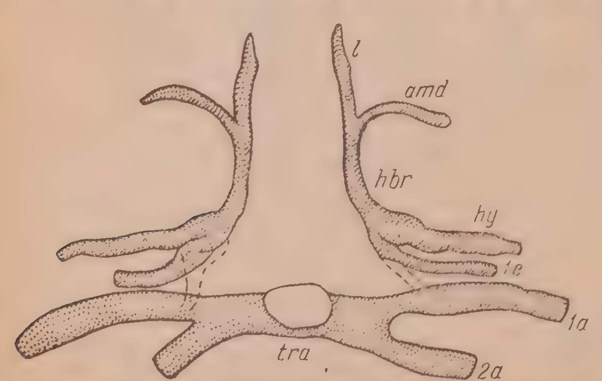


Рис. 7. Реконструкция артериальных дуг эмбриона Rana temporaria 8 мм длиной, по фронтальным срезам

*hbr*—гипобранхиальная (зачаток наружной сонной) артерия. Остальные обозначения см. рис. 4 и 6

Передняя часть внутренней сонной артерии отдает от себя крупную ветвь к органу зрения — глазную артерию (art. ophthalmica) — и продолжается далее в виде мозговой артерии (art. cerebralis).

Развитие и строение внутренней сонной артерии личинок хвостатых амфибий оказываются совершенно сходными с развитием и строением внутренней сонной артерии высших рыб, если проводить их заднюю границу в гомологичных точках, именно — считать их исходящими из корней аорты от места впадения выносящей артерии первой жаберной дуги.

У бесхвостых амфибий внутренняя сонная артерия развивается, как и у хвостатых, в качестве переднего продолжения корней спинной аорты.

На ранних стадиях развития имеется и характерная ее связь с артериальным стволом через посредство челюстных артериальных дуг. Однако последние развиты слабее, чем у хвостатых амфибий, и эта связь разрывается еще раньше. Имеются у личинок также дорсальные остатки гиоидной артерии, течение которой мне проследить не удалось. Как челюстная, так и остатки гиоидной артерии теряют свои связи с внутренней сонной артерией еще раньше, чем у хвостатых амфибий. Челюстная артерия дает у бесхвостых обильные кожные ветви (рис. 8) и переносит затем свой отход назад до места отхода легочной артерии от четвертой жаберной артериальной дуги.

### 3. Развитие наружной сонной артерии

Наружные сонные артерии развиваются в тесной связи с вентральным концом выносящей артерии первой жаберной дуги, а также в связи с началом челюстной артериальной дуги. Одинаково неправильно было бы, если бы мы сказали, что она развивается как передний вырост первой выносящей артерии (Маршалл и Блес, 1890) или что она развивается за счет челюстной артериальной дуги (Маурер, 1888).

Выносящая артерия развивается в первой жаберной дуге совершенно так же, как и в следующих дугах. Дорсальная часть выносящих жаберных артерий развивается непосредственно из соответствующей части артериальной дуги. Вентральная часть выносящих артерий возникает у хвостатых амфибий во всех дугах как лежащий у основания зачатка наружной жабры вентральный вырост из дорсальной половины артериальной дуги (рис. 2, 3, 4). Нижний конец этого выроста соединяется затем с вентральной частью артериальной дуги (рис. 9). Он становится, следовательно, «анастомозом» между дорсальной — выносящей и вентральной — приносящей частью артериальной дуги. По положению на жаберных дугах скелета, по способу развития и по связям «анастомозы» гомодинамны выносящей жаберной артерии первой дуги. Они развиваются совершенно таким же образом, как и в первой дуге, и должны рассматриваться как подлинные остатки выносящих жаберных артерий, обслуживавших некогда внутренние жабры. Выносящая артерия наружной жабры представляет по своему происхождению наружный вырост внутренней выносящей артерии. У бесхвостых амфибий внутренняя выносящая артерия восстановилась в своей

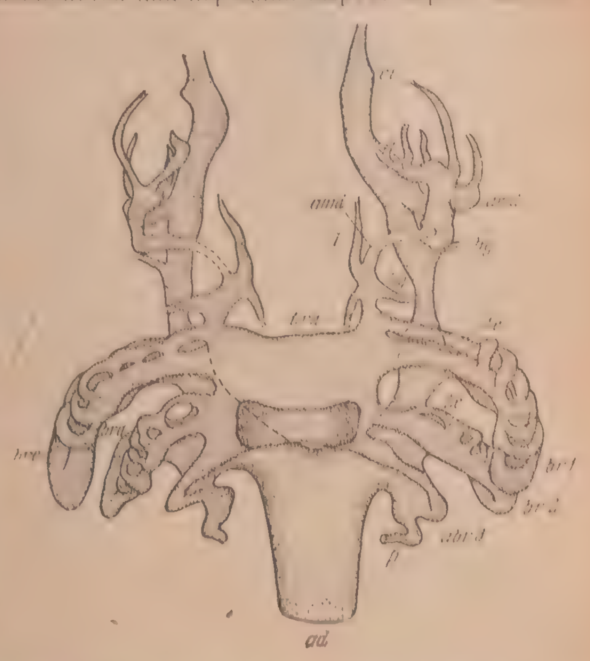



Рис. 8. Реконструкция артериальных дуг эмбриона Bombina bombina 6,5 мм длиной, по фронтальным срезам. Вид с брюшной стороны

*abr3* — вентральная часть третьей дуги; *ci* — внутренняя сонная артерия, *hy* — гиоидная артерия, *amd* — челюстная артерия, *ad* — спинная аорта, *1e*, *2e* — вентральные выносящие артерии жаберных дуг, *l* — язычная артерия; *br1*, *br2* — сосуды наружных жабер, *bra*, *bre* — приносящая и выносящая артерии наружной жабры; *p* — легочная артерия; *tra* — артериальный ствол

исходной функции, так как у них вторично развиваются внутренние жабры.

В индивидуальном развитии выносящих жаберных артерий у бесхвостых амфибий встречаются столь многие варианты, что трудно даже указать типический ход развития. Во всяком случае, описанный Маурером путь непосредственного преобразования всего вентрального (как и дорсального) отдела артериальной дуги в выносящую артерию является редким исключением. Нередко дорсальная, т. е. выносящая, часть артериальной дуги дает у основания зачатка наружной жабры вентрально направленный вырост, который проходит некоторое расстояние параллельно передней стенке нижнего отдела артериальной дуги и более или менее полно сливается с ним. В этом случае развитие протекает в общем сходно с развитием вентральной выносящей артерии («анастомоза») у хвостатых амфибий. Чаще всего вся нижняя часть выносящей жаберной артерии дифференцируется на месте и притом либо постепенно обособляется и отщепляется от артериальной дуги (рис. 10), либо развивается из вполне обособленных зачатков — неоформленных полостей, лежащих впереди артериальной дуги и вступающих затем с нею в связь (рис. 6) по меньшей мере в двух точках: дорсально от зачатка наружной жабры и вентрально от него. Я не останавливаюсь на деталях, так как вопрос о развитии жаберного кровообращения будет рассмотрен в другом месте. Здесь я указываю лишь на то, что процесс обособления выносящей артерии идет в первой жаберной дуге совершенно так же, как и в следующих позади дугах (рис. 8).

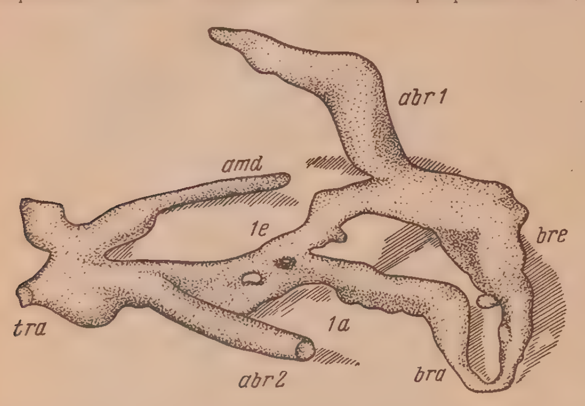



Рис. 9. Пластическая реконструкция первой артериальной дуги эмбриона Hynobius Kayserlingii 9 мм длиной, по фронтальным срезам. Вид на модель сзади и немного сверху

*abr1* — дорсальная часть первой дуги; *abr2* — вентральный отрезок этой дуги; *amd* — вентральный отрезок челюстной дуги; *bra*, *bre* — приносящая и выносящая части излучины, входящей в зачаток наружной жабры; *1a* — приносящая часть первой дуги; *1e* — вентральная выносящая жаберная артерия; *tra* — артериальный ствол

В дальнейшем ее развитии наблюдаются, однако, отклонения от этого пути. Как у хвостатых амфибий, так и у бесхвостых в вентральной части выносящей артерии первой жаберной дуги вместо простого соединения с приносящей частью артериальной дуги (рис. 8) развивается более или менее сложная система анастомозов (рис. 6 и 9). Впрочем, на более поздних стадиях подобные анастомозы развиваются и в следующих позади жаберных перегородках между приносящей и выносящей жаберными артериями. Более существенным отличием является то обстоятельство, что в связи с вентральными концами выносящих артерий первой пары жаберных дуг развиваются сосуды, являющиеся их передним продолжением. О простом вырастании выносящих сосудов (Маршалл и Блес, 1890) не может быть и речи. Здесь сосуды также дифференцируются на месте, иногда из обособленных вначале полостей (рис. 12). Из таких зачатков образуется парный продольный сосуд, соединяющий вентральные концы первых артериальных дуг между собой. По аналогии с сосудами рыб, мы должны назвать этот сосуд гипобранхиальной артерией. У наземных позвоночных он становится основой формирующейся наружной сонной артерии.

Развитие наружной сонной артерии идет у хвостатых и бесхвостых амфибий неодинаково вследствие упомянутых ранее различий в строении артериального ствола, а также вследствие отсутствия вентрального отдела гиоидной артериальной дуги у хвостатых амфибий.

У хвостатых амфибий (Hynobius) вначале появляются небольшие латеральные выступы у основания челюстных артериальных дуг (рис. 4, 5 и 11). Затем между этими выступами и нижними концами выносящих артерий первой жаберной дуги появляются неопределенные клеточные массы или отдельные полости без ясных стенок. Таким образом намечается продольная связь между вентральными концами челюстных и выносящих первых жаберных артерий — зачаток гипобранхиальной артерии. Вслед за этим с исключительной скоростью исчезает передний выступ артериального ствола, несущий челюстные артериальные дуги, и окончательно устанавливается единственная теперь связь между вентральными концами челюстной артерии и первой выносящей жаберной артерии (рис. 12, 13). Эти процессы идут с такой скоростью, что промежуточную стадию развития, с двойной связью челюстных артерий (как это описывает Маурер для Triton), почти невозможно уловить. Среди многих серий препаратов, изготовленных из личинок Hynobius 9 мм длиной, у которых протекают указанные процессы, мне только один раз удалось напасть на стадию, имеющую до известной степени промежуточный характер (рис. 11). Боковые связи в этом случае полностью еще не оформились в виде гипобранхиальных артерий с определенным просветом, однако, непрерывность этих связей уже совершенно ясна. На всех других препаратах либо имеется только исходная связь с артериальным стволом (рис. 5, 6), либо конец артериального ствола уже исчез бесследно и имеются более или менее развитые новые связи с выносящей артерией первой дуги (рис. 12, 13).

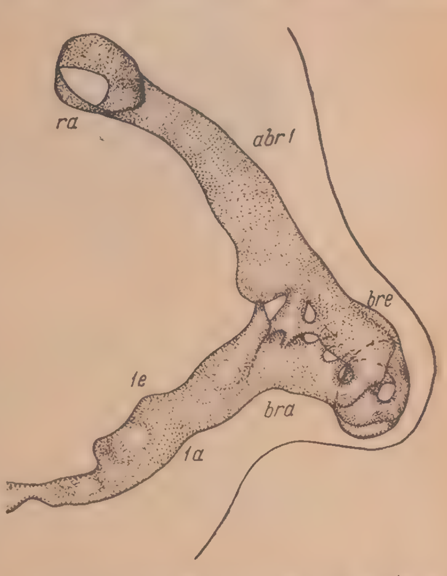



Рис. 10. **Реконструкция первой жаберной артериальной дуги эмбриона Rana temporaria 4 мм длиной, по поперечным срезам. Вид спереди**

*ra* — перере[illegible]ачный корень аорты; *1e* — зачаток первой вентральной выносящей артерии в виде не обособленного еще продольного выступа на приносящей части артериальной дуги — *1a*. Остальные обозначения см. рис. 9

Непосредственно вслед за установлением этих новых продольных связей — гипобранхиальных артерий — вентральная часть челюстной артерии редуцируется, начиная с области челюстного сустава по направлению к продольному сосуду (рис. 13, 14). Дорсальная часть челюстной артерии остается в связи только с корнями спинной аорты. Продольный сосуд вытягивается в длину и разрастается вперед, в область языка (рис. 14). Таким образом, наружная сонная артерия развивается за счет продольного анастомоза между челюстной артериальной дугой и первой выносящей жаберной артерией, т. е. за счет гипобранхиальной артерии. Вентральная часть челюстной дуги редуцируется. Участие челюстной артериальной дуги в развитии наружной сонной артерии невелико: только ее основание участвует в образовании продольной связи, т. е. гипохордальной артерии, и служит основой для дальнейшего ее разрастания в переднюю часть висцерального аппарата и лежащий на ней язык (art. lingualis).

У бесхвостых амфибий артериальный ствол укорочен и область отхода артериальных дуг сильно сжата. Отход челюстной артериальной дуги совместно с остатком гиоидной настолько сближен с отходом первой жабер-

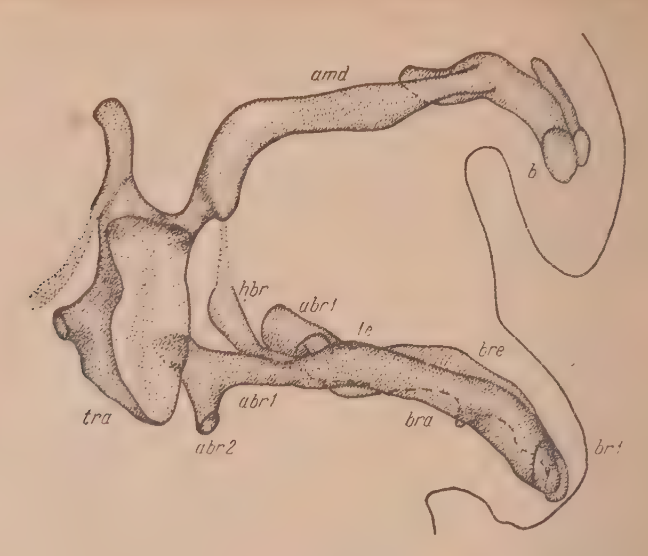



Рис. 11. Реконструкция первой жаберной артериальной дуги и вентральной части челюстной дуги с прилежащей частью артериального ствола эмбриона Hynobius Kayserlingii более 9 мм длиной, по фронтальным срезам

*abr1, abr2* — жаберные артериальные дуги (вторая срезана); *amd* — вентральная часть челюстной артериальной дуги; *b* — артерия балансера; *bra, bre* — приносящая и выносящая части излучины, входящей в зачаток наружной жабры; *hbr* — зачаток гипобранхиальной артерии; *tra* — артериальный ствол; *1e* — первая вентральная выносящая артерия (проходит дорсовентрально и изгибается медиально к зачатку *hbr*); *br1* — сосуд наружной жабры

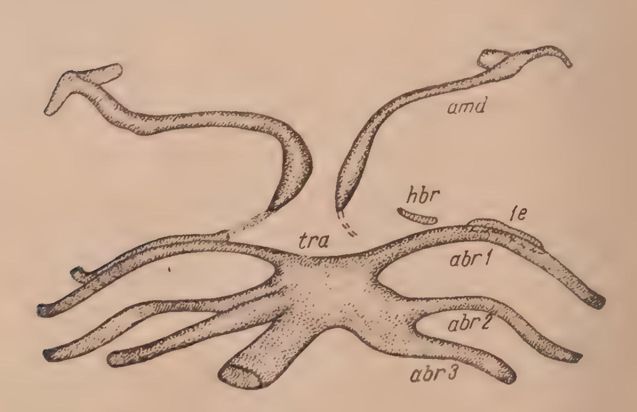



Рис. 12. Реконструкция вентральной части артериальных дуг эмбриона Hynobius Kayserlingii 9 мм длиной, по фронтальным срезам

*abr1, abr2, abr3* — артериальные дуги; *hbr* — зачаток гипобранхиальной (наружной сонной) артерии; *amd* — челюстная артериальная дуга; *1e* — выносящая артерия первой жаберной дуги; *tra* — артериальный ствол

ной артериальной дуги, что кажется перенесенным на основание последней (рис. 6). При такой непосредственной близости оснований первых артериальных дуг, первая выносящая жаберная артерия, развиваясь, сразу

время своего образования соединяется с основанием гиоидной, а через го — и челюстной дуги (рис. 6). Вслед за образованием этой связи рвоначальное соединение с артериальным стволом редуцируется (рис. 7, , и таким образом вся передняя часть артериальной системы, вступивая в связь с первой выносящей жаберной артерией, отделяется от зад-

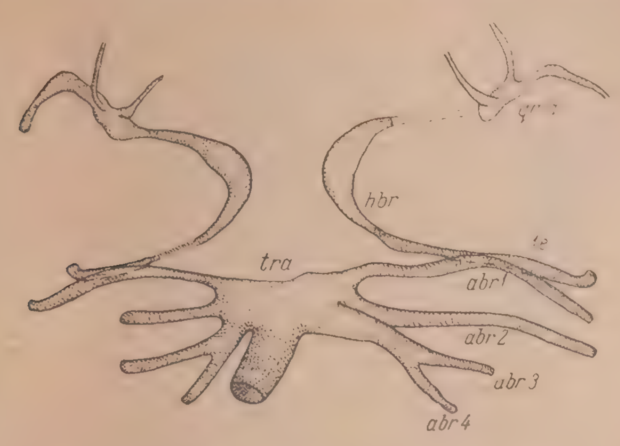



Рис. 13. Реконструкция вентральной части артериальных дуг эмбриона Hynobius Kayserlingii

*qma* — челюстная артерия (art. quadrato-mandibularis). Остальные обозначения см. рис. 12

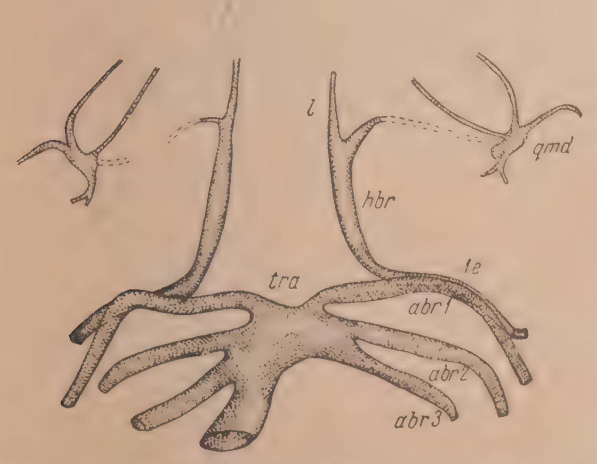



Рис. 14. Реконструкция вентральной части артериальных дуг эмбриона Hynobius Kayserlingii 10 мм длиной

*l* — язычная артерия. Остальные обозначения см. рис. 12 и 13

ии. Зачаток наружной сонной артерии развивается, следовательно, проще, имеет более сложное строение, чем у хвостатых амфибий. Он состоит из продольного ствола, соединенного с первой выносящей жаберной артерией, несущего боковые ветви — вентральную гиоидную артерию, вентральную челюстную — и продолжающегося впереди в язычную артерию.

У взрослых амфибий наружная сонная артерия представляет довольно крупный сосуд, снабжающий впереди язык, в среднем своем течении —

щитовидную железу. Кроме этого, она дает ряд ветвей к подъязычн
мускулатуре (рис. 15).

### 4. Объединение системы сонных артерий у амфибий

Кровоснабжение головы у личинок амфибий в высшей степени сход с ее кровоснабжением у рыб. Единственным существенным отличи является присутствие у рыб более или менее значительных остатков ж берного кровообращения на пу челюстной и гиоидной артериальн дуг. У амфибий нет ни спиракуля ной «ложножабры», ни гиоидной п лужабры, ни личиночной сети опе кулярных сосудов с дыхательн функцией, характерной для мног рыб. Челюстная дуга, полност развитая у зародыша, рано прер вается и редуцируется в своей ве тральной части (как и у рыб). Гиои ная дуга полностью не развиваетс Сохраняются лишь ее производные дорсальная и вентральная (у б хвостых) гиоидные артерии. Средн анастомоз между гиоидной и чел стной артериальными дугами, ид щий у многих рыб к «ложножабр у амфибий, повидимому, вовсе развивается. (Наблюдаемое на б лее поздних стадиях развития лич нок продольное соединение челю ной и гиоидной артерий имеет, роятно, вторичное происхождение связано с развитием кожного ды ния; см. Шмальгаузен, 1953). Ес оставить в стороне эти различия, внутренняя сонная артерия личин амфибий вполне гомологична вну ренней сонной артерии рыб вмес с корнями аорты, вплоть до мес впадения выносящей артерии перв жаберной дуги. С метаморфозо когда жабры исчезают и восстан ливаются непрерывные артериальные дуги, первая жаберная артериал ная дуга включается в состав внутренней сонной артерии, образуя ее пр симальное продолжение до места отхода наружной сонной артерии. ким образом происходит объединение обеих сонных артерий в одну стему.

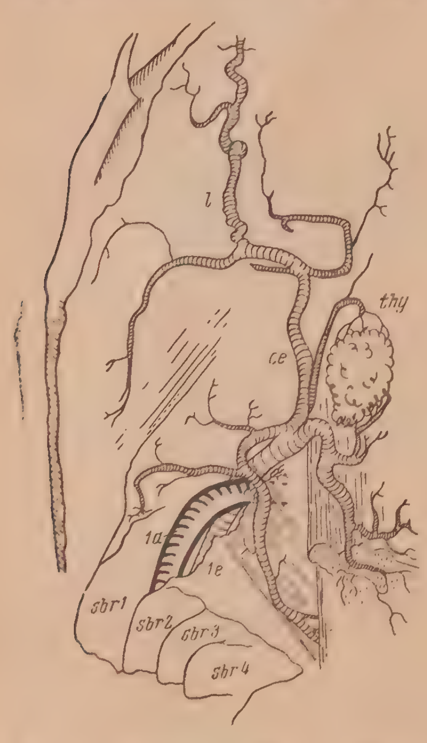



Рис. 15. Наружная сонная артерия аксолотля, по инъицированному препарату

*ce* — наружная сонная артерия; *l* — язычная артерия; *thy* — art. thyreoidea; *1a*, *1e* — приносящая и выносящая артерии первой жабры; *sbr1*, *sbr2*, *sbr3*, *sbr4* — жаберные перегородки

У хрящевых рыб вентральные концы выносящих жаберных арте соединяются между собой продольным анастомозом — гипобранхиал артерией, которая впереди соединяется и с выносящей гиоидной артер и с челюстной дугой, теряющей свою первоначальную связь с артериа ным стволом. У высших рыб происходит то же самое, однако гипобр хиальная артерия ограничивается в своем распространении именно то ко выносящими сосудами передних дуг — гиоидной и первых жабер Челюстная дуга после ее присоединения к гипобранхиальной арте разрывается (вентральная часть отделяется от «ложножабры») и сох няется иногда в виде небольшой ветви к нижней челюсти или полнос

дуцируется в своей вентральной части. Те же процессы мы находим у амфибий. И у амфибий развивается продольный анастомоз между выносящей артерией первой жаберной дуги, вентральным остатком гиоидной дуги (у бесхвостых) и челюстной артериальной дугой, которая вслед за тем теряет свою первоначальную связь с артериальным стволом. Как у рыб, так и у амфибий эта гипобранхиальная артерия разрастается вперед, в область языка, и снабжает кровью щитовидную железу и вентральную область висцерального аппарата. У наземных позвоночных она получила название наружной сонной артерии.

У личинок амфибий гипобранхиальная, т. е. наружная сонная артерия отходит от одной только первой выносящей жаберной артерии. Эта же первая выносящая жаберная артерия переходит дорсально во внутреннюю сонную артерию. Таким образом обе сонные артерии объединяются у наземных позвоночных в одну связную систему. Эта система отделяется от системы спинной аорты путем постепенного уменьшения просвета корней аорты на протяжении между впадениями первой и второй выносящих жаберных артерий. Образовавшийся таким образом сонный проток (ductus caroticus) теряет свою проходимость и полностью зарастает. Система сонных артерий обособлена и от артериального ствола, с которым она связана лишь косвенно через посредство капилляров первой жабры и небольших анастомозов в вентральной области. Ко времени метаморфоза, с редукцией жабры кровяной ток проходит именно по этим анастомозам из артериального ствола прямо в систему сонных артерий. Вместе с тем, однако, в артериальном стволе развивается перегородка, отделяющая ток крови, направляемый из сердца в систему сонных артерий, от остальной массы крови.

Эта обособленность поддерживается, несомненно, тем обстоятельством, что, при наличии неразделенного желудочка, в последнем происходит у амфибий смешивание артериальной и венозной крови. Продольный клапан в артериальном конусе, перегородки в артериальном стволе и, наконец, обособление сонных артерий от спинной аорты являются лишь некоторыми частями в сложной системе приспособлений, направленных к тому, чтобы снабжать голову, и в особенности мозг с его основными органами чувств, а также язык (орган захватывания пищи) и дыхательную мускулатуру подъязычной области наиболее окисленной кровью, а сам орган дыхания — легкие (у бесхвостых и кожу) — наиболее венозной кровью.

С развитием перегородки в желудочке высших наземных позвоночных и установлением полного разделения артериальной и венозной крови в самом сердце смысл полного обособления системы сонных артерий теряется. Сонные артерии становятся ветвями брюшной аорты, и с ними вторично нередко связываются подключичные артерии (у черепах, крокодилов, птиц и многих млекопитающих).

### 5. Об особенностях в эволюции кровеносной системы

Интересно отметить, что в эволюции артериальной системы амфибий очень ясно видно, что распределение основных ветвей и расположение периферической области их снабжения более постоянны, чем их довольно изменчивый отход от основных стволов. Так, орбитальная артерия, сохраняя область своего распространения и главные ветвления, переносит свой отход с гиоидной артерии на внутреннюю сонную. Челюстная артерия и гиоидная, сохраняя области снабжения и распределение ветвей, переносят свой отход с сонной артерии на основную — вторую — дугу аорты или (у бесхвостых) еще далее — на легочную артерию (т. е. четвертую дугу). В дальнейшей эволюции, у амниот, также наблюдаются интересные переносы. Челюстная ветвь орбитальной артерии переносит у крокодилов и низших млекопитающих свой отход на наружную сонную артерию. У большинства плацентных млекопитающих на наружную

сонную артерию переносятся также надглазничная и подглазничная ветви орбитальной артерии, и таким образом вся область снабжения последней (art. stapedia) переходит от внутренней сонной к наружной сонной артерии. Стапедиальная артерия, закладывающаяся в нормальном положении у эмбрионов млекопитающих, прекращает свое существование. Основные ее ветви вместе с ее типичной областью снабжения сохраняются, однако, в составе другой системы (И. Тандлер).

В эволюционных преобразованиях артериальной системы амфибий ясно выражается поразительная пластичность ее. Это не должно нас удивлять, так как и в индивидуальном развитии, и даже у взрослых животных перестройка кровеносной системы соответственно изменяющимся соотношениям (односторонняя тренировка, экспериментальные перемещения, нарушения связей или повреждения) совершается с исключительной скоростью и замечательным совершенством. Масштаб эволюционных преобразований артериальной системы и их связь с функциональными изменениями, главным образом в системе органов дыхания, можно иллюстрировать на примере эволюции системы головных артерий у амфибий.

У личинок низших хвостатых амфибий (Hynobiidae) артериальная система головы в высшей степени сходна с артериальной системой головы рыб (Шмальгаузен, 1953). Различия связаны с редукцией спиракулярной «ложножабры» и гиоидной полужабры. У водных «постоянножаберных» форм эта система несколько упрощается. Однако уже у взрослых «наземных» форм артериальная система головы резко изменяется в связи с редукцией жабер и переходом на легочное дыхание. Восстанавливается непосредственный переход крови по вторичным артериальным дугам из артериального ствола в систему спинной аорты (а из первой жаберной артериальной дуги — в систему сонных артерий). Связь между внутренними сонными артериями и корнями аорты разрывается. Разрывается также связь в дорсальной части четвертой дуги аорты между легочной артерией и корнями аорты (не допускается чисто венозная кровь в спинную аорту и обеспечивается снабжение ею самих легких).

Однако еще более значительные перестройки связаны с развитием кожного дыхания. У хвостатых амфибий они сводятся в голове к расширению сети кожных сосудов и к возникновению продольного анастомоза, связывающего челюстную артерию с остатками гиоидной и с системной дугой аорты. Развившаяся таким образом яремно-челюстная артерия (art. mandibulo-jugularis) теряет связь с внутренней сонной артерией и получает тогда смешанную кровь из системы спинной аорты. У бесхвостых амфибий эта артерия соединяется с общей системой кожных сосудов и переносит таким образом свой отход на легочную дугу. Вместе с тем она расширяет область своего распространения на бо́льшую часть поверхности головы.

Эти перестройки так значительны, что артериальное кровоснабжение головы взрослых хвостатых и, в особенности, бесхвостых амфибий не имеет как будто ничего общего с артериальной системой головы какой-либо рыбы. И однако эти различные системы онтогенетически развиваются на весьма сходной основе. В этом мы видим яркое выражение как зародышевого сходства между далеко разошедшимися формами, так и явлений рекапитуляции процессов развития предковых организмов.

На ранних стадиях развития ясно выражено зародышевое сходство кровообращения рыб и амфибий: в обоих случаях кровь из артериального ствола поступает сначала по челюстным дугам, а позднее по всем артериальным дугам в корни аорты и отсюда назад, в спинную аорту, и вперед, во внутренние сонные артерии. С развитием жабер устанавливается личиночное сходство кровообращения рыб и амфибий. Из артериального ствола венозная кровь поступает во все приносящие жаберные артерии; из жабер она собирается в выносящие жаберные артерии

впадающие в корни аорты. Передним продолжением последних являются внутренние сонные артерии с их ветвями — дорсальной гиоидной артерией, более или менее от нее обособленной орбитальной артерией (с ее разветвлениями: надглазничным, подглазничным и челюстным), дорсальной челюстной артерией (art. efferens pseudobranchiae рыб и art. quadrato-mandibularis амфибий) и конечными разветвлениями — глазной артерией (art. ophtalmica magna, которая у рыб может отходить от выносящей челюстной) и мозговыми артериями (art. cerebrales). Точно так же как у рыб, у амфибий вентральная часть головы снабжается кровью от нижнего конца первой выносящей жаберной артерии (соединенной у рыб с бо́льшим или меньшим числом последующих).

Это сходство исключительно велико. Однако сходство вовсе не означает отсутствия различий. Наоборот, имеются большие различия в деталях — включая и физиологически существенные приспособления к специфическим условиям жизни — не только между определенными рыбами, с одной стороны, и амфибиями, с другой, но и между различными рыбами, а также иногда даже между близкородственными амфибиями. Эти различия понятны, поскольку мы имеем дело с живыми существами, приспособленными к совершенно определенной среде, а кровеносная система, как уже упоминалось, весьма пластична. С другой стороны, общее сходство между артериальными системами рыб и амфибий объясняется происхождением от общих предков. Это есть морфофизиологическое сходство связей, взаимоотношений с другими органами, позволяющее вскрыть их гомологию, т. е. общность происхождения. Мы не можем не подчеркнуть, что это сходство исключительно велико на эмбриональных и личиночных стадиях развития.

Конечно, это сходство поддерживается условиями существования личинок амфибий в водной среде, однако это само по себе не является достаточным объяснением, и мы видим, что у постоянножаберных форм, проводящих всю жизнь в воде, наблюдаются свои дальнейшие изменения в артериальной системе, также уводящие в сторону от организации предков (полное исчезновение гиоидной и орбитальной артерий).

В развитии артериальной системы головы у амфибий наблюдаются и явления рекапитуляции, т. е. повторения в их онтогенезе процессов, характерных для эволюции предковых форм. Так, рекапитуляция хорошо выражена в индивидуальном развитии челюстной артерии. Она проявляется в повторении последовательных фаз эволюции челюстной артерии у рыбообразных предков амфибий. Первая фаза непрерывной артериальной дуги соответствует, очевидно, исходному состоянию жаберного кровоснабжения у бесчерепных. Связь челюстной дуги с артериальным стволом указывает на нормальную функцию челюстной (спиракулярной) жабры у рыбообразных предков. Вторичная связь с гипобранхиальным сосудом и выносящей артерией первой жаберной дуги, а также разрыв связи с артериальным стволом соответствуют изменению функции спиракулярной жабры у примитивных хрящевых рыб — она стала получать окисленную кровь, т. е. превратилась в «ложножабру». Редукция вентральной части челюстной артерии определяется у рыб развитием среднего анастомоза от выносящей гиоидной артерии к «ложножабре». Эта редукция повторяется и у амфибий, хотя «ложножабра» у них исчезла. Вопрос о развитии среднего анастомоза у амфибий остается пока открытым; развивающийся позднее анастомоз имеет, очевидно, вторичное происхождение. Наконец, на базе дорсального отдела челюстной дуги развивается, как и у высших рыб, челюстная артерия с ее ветвями по верхней и нижней челюсти.

Рекапитуляция проявляется и в последовательности фаз в индивидуальном развитии системы кожных артерий головы амфибий. У личинок амфибий имеется всегда хорошо развитая челюстная артерия и иногда — вполне ясная дорсальная гиоидная артерия, обе с мускульными и кож-

ными разветвлениями. В этом выражается рыбья стадия развития, которая повторяется в личиночном развитии амфибий, но в дальнейшем всегда дополняется появлением продольных анастомозов, переносящих отхождение этих артерий далее назад (на вторую дугу аорты у хвостатых и на четвертую — у бесхвостых), и разрывом связей с внутренней сонной артерией. Эти процессы явно повторяют исторический ход объединения поверхностных артерий в связи с развитием кожного дыхания.

Рекапитуляцию мы видим и в развитии гипобранхиальной артерии. Хотя область ее распространения ограничивается, как и у многих рыб, только первыми висцеральными дугами — от челюстной до первой жаберной, в ее гомологии не может быть сомнений. Развивающийся анастомоз всегда соединяет вентральные концы выносящих артерий. При развитии гипобранхиального анастомоза у амфибий, как и у рыб, теряется первоначальная связь челюстной и гиоидной артериальных дуг с артериальным стволом, т. е. с приносящей системой артерий.

Ясную рекапитуляцию мы усматриваем, наконец, в упомянутом развитии типичной орбитальной артерии (art. stapedia) у эмбрионов высших млекопитающих, в ее соединении посредством анастомоза с наружной сонной артерией и в разрыве связи с внутренней сонной артерией.

В рекапитуляциях мы имеем повторение взаимоотношений, сходных в последовательности своих преобразований. Хотя это повторение обусловлено историческим ходом преобразований, оно имеет, конечно, и свое физиологическое обоснование в процессах индивидуального развития. Рекапитуляция может выражаться и в физиологических взаимозависимостях частей, и в соотношениях организма с внешней средой. Она связана не только с повторением сходных функций, но и со своими преобразованиями онтогенеза, которые делают точное повторение невозможным.

Как зародышевое сходство, так и рекапитуляции коренятся в морфофизиологической целостности, т. е. в связях кровеносной системы со всей организацией. Эти связи не допускают ломки соотношений. Возможно лишь постепенное преобразование при сохранении непрерывности функции, т. е. «перестройка на ходу» как в историческом, так и в индивидуальном развитии. Именно поэтому и зародышевое сходство, и рекапитуляции хорошо выражены в онтогенезе такой интегрирующей системы, как кровеносная, и это несмотря на исключительную ее пластичность.

## Выводы

1. Как у хвостатых амфибий, так и у бесхвостых на эмбриональных стадиях развивается полная челюстная артериальная дуга, соединяющая передний конец артериального ствола с корнями спинной аорты. У бесхвостых амфибий челюстная дуга развита слабее и ее связь с артериальным стволом прерывается раньше, чем у хвостатых. Челюстная дуга, как и у рыб, вторично вступает в связь с выносящей артерией первой жаберной дуги и вслед за тем разрывается. Дорсальная часть челюстной дуги сохраняется у молодых личинок амфибий в связи с внутренней сонной артерией в виде art. quadrato-mandibularis. Ее гомологом у рыб является выносящая артерия «ложножабры».

2. Гиоидная артериальная дуга у амфибий полностью не развивается. У хвостатых амфибий развивается иногда лишь дорсальная ее часть, производное выносящей гиоидной артерии — art. hyoidea dorsalis с ее главной ветвью — орбитальной артерией, которая получает, как и у рыб, самостоятельный отход от корней аорты (внутренней сонной артерии). У бесхвостых амфибий развивается вентральная часть гиоидной дуги, отходящая совместно с челюстной артериальной дугой от переднего края артериального ствола. Связь с последним рано прерывается, и тогда вентральная гиоидная артерия оказывается, как и вентральный остаток

челюстной дуги, в связи с выносящей артерией первой жаберной дуги (это наблюдается также и у рыб) и становится ветвью наружной сонной артерии.

3. Выносящая артерия первой жаберной дуги появляется вначале как вырост из третьей артериальной дуги зародыша на месте дорсальной части излучины, входящей в зачаток наружной жабры. Ниже этой излучины выносящая артерия формируется как продолжение выроста в теснейшей связи с вентральной половиной артериальной дуги. В этой области она дифференцируется на месте, иногда полностью за счет артериальной дуги путем постепенного от нее отщепления, иногда из обособленных зачатков, связывающихся между собой и с артериальной дугой (будущие анастомозы).

4. Внутренняя сонная артерия представляет у личинок амфибий, как и у рыб, переднее продолжение корней спинной аорты. У хвостатых амфибий она обладает теми же ветвями, как и у рыб, т. е. кроме своих конечных разветвлений art. cerebrales и art. ophthalmica несет еще челюстную артерию и у наиболее примитивных форм гиоидную артерию, по меньшей мере в виде ее производной art. orbitalis, но иногда и в виде art. jugularis, снабжающей мускулатуру гиоидного происхождения. Ко времени метаморфоза внутренняя сонная артерия теряет связь с корнями спинной аорты (сонный проток зарастает) и развивает свою связь с наружной сонной артерией через выносящую артерию первой жаберной дуги, т. е. через первую дугу аорты.

5. Наружная сонная артерия представляет по своему развитию переднее продолжение гипобранхиальной артерии рыб, т. е. продольного анастомоза, развивающегося у амфибий между вентральными концами выносящих артерий первой жаберной дуги и вентральными концами гиоидной и челюстной артериальных дуг. Через выносящую артерию первой жаберной дуги она связывается с внутренней сонной артерией в единую систему, обособленную как от спинной аорты (при зарастании сонного протока), так и от артериального ствола; связь поддерживается только при посредстве небольших у личинки анастомозов с приносящей жаберной артерией. Наружная сонная артерия амфибий, как и гипобранхиальная артерия рыб, снабжает артериальной кровью не только язык и щитовидную железу, но и вентральную часть висцерального аппарата вообще.

6. Ко времени метаморфоза кровоснабжение системы сонных артерий меняется. С редукцией первой жабры развивается непосредственная связь по анастомозам между приносящей артерией первой жаберной дуги и выносящей артерией. Система сонных артерий получает теперь всю свою кровь из приносящей артерии, т. е. из артериального ствола. Развитие продольной перегородки в этом стволе приводит, наконец, к полному обособлению системы сонных артерий амфибий от всей остальной артериальной системы. Это обособление связано с утратой жаберного дыхания и установлением легочного, при далеко не совершенном разделении артериальной и венозной крови в самом сердце. Обособление системы сонных артерий дает возможность снабдить голову, мозг и основные органы чувств наиболее окисленной кровью.

У высших наземных позвоночных с развитием перегородки в желудочке сердца устанавливается более или менее полное разделение артериальной и венозной крови в самом сердце. Брюшная аорта получает только артериальную кровь, и смысл полного обособления сонных артерий теряется. Сонные артерии становятся лишь ветвями аорты, которые вторично нередко соединяются с дальнейшими ее ветвями — подключичными артериями.

7. В эволюции артериальной системы головы амфибий находит свое яркое выражение исключительная пластичность кровеносной системы. Несмотря на эту пластичность, в онтогенезе артерий головы нетрудно

уловить как явления зародышевого и личиночного сходства с другими позвоночными, так и явления рекапитуляции преобразований, имевших свою историю у предковых форм.

### Литература


Моров Ф., 1902. Ueber die Entwicklung der Kiemen bei Knochenfischen, Arch. für mikr. Anat., 60.

Шмальгаузен И., 1953. Развитие артериальной системы головы у хвостатых амфибий, Зоол. журн., XXXII, 4.

Marshall A. M. a. Bles E. J., 1890. The development of the blood vessels in the frog., Studies biolog. Labor. Owens College. (Цит. по сводке Hochstetter).

Maurer F., 1888. Die Kiemen und ihre Gefässe bei anuren und urodelen Amphibien etc. Morphol. Jb., 14.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НАСЕКОМОЯДНЫХ ПТИЦ В МЕСТАХ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ВРЕДНЫХ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ

**С. А. ШИЛОВА-КРАССОВА**

**Биолого-почвенный институт Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова**

Многие исследователи неоднократно отмечали, что при массовых размножениях насекомых в очагах всегда наблюдается концентрация самых различных птиц.

Наиболее ранние ссылки на это явление в нашей литературе имеются у Н. И. Коротнева (1892), который указывал, что в 1848 г. в районе массового размножения гусеницы-монашенки наблюдалось большое скопление кукушек. Они отлетели из этой местности только тогда, когда число гусениц резко сократилось. С. А. Бутурлин (1935) приводит описание очага непарного шелкопряда в Поволжье.

По данным М. Н. Кержиной (1949), в Воронежской обл. во время массового размножения дубовой хохлатки птицы истребляли этого вредителя на всех фазах его превращения, причем в очаге заражения хохлаткой число птиц было почти в два раза больше, чем в здоровых насаждениях.

Исследования Б. А. Кистяковского (1950) показали, что при массовом лёте майских жуков в Закарпатской обл. в их уничтожении принимали участие 19 видов птиц, а в уничтожении дубовой листовертки участвовало 29 видов.

Рериг (Rörig, 1899), описывая массовое размножение монашенки, указывает, что в очаге концентрировались зяблики, до 100 штук на 1 га, здесь же наблюдались громадные стаи ворон, кукушек и соек. Желудки убитых птиц были наполнены гусеницами.

Наконец, Витингофф (Vietinghoff, 1925) описывает интересный случай концентрации журавлей в местах массового размножения совки.

Наши наблюдения за деятельностью насекомоядных птиц в очагах проводились в Бузулукском бору Чкаловской обл., Изюмском бору Харьковской обл. и в Хоперском государственном заповеднике в 1950 и 1951 гг.

## Очаг кольчатого шелкопряда (Malacosoma neustria L.). Бузулукский бор, 1950 г.

Массовое размножение кольчатого шелкопряда началось в широколиственных участках лесхоза Бузулукский бор в 1948 г. В 1950 г. очаги размножения этого вредителя были обнаружены во всех лесничествах. Распустившиеся в середине мая дубы через 10—12 дней были объедены гусеницами и стояли без листьев до начала июля. Первые гусеницы были обнаружены 4 мая 1950 г. в пойме р. Чертолык на черемухе. 15—17 мая гусеницы появились массами, преимущественно на дубах, где они объедали молодые, только что распустившиеся листья. По данным управления лесхоза, на одном дубе держалось в среднем 5—8 тыс. гусениц. 12—13 июня началось массовое окукливание гусениц. В этот период на молодых 1,5—2-метровых деревьях насчитывалось до 40—60 куколок. Основная масса гусениц перед окукливанием перешла на березу, осину, клен, жимолость и другие лиственные породы.

30 июня в квартале 32 Комсомольского лесничества появились бабочки кольчатого шелкопряда. Вылет бабочек закончился в первой половине июля.

Первые кладки кольчатого шелкопряда были обнаружены 28 июля на дубе в квартале 120 Комсомольского лесничества в пойме р. Чертолык. Большое количество кладок появилось на деревьях лишь 6—7 августа.

С первых же дней массового появления гусениц в очагах наблюдалась концентрация кукушек и иволог. Нами был проведен количественный учет этих птиц в зараженных участках леса, преимущественно в дубравах, где плотность гусениц кольчатого шелкопряда была максимальной, и в таких стациях, где гусеницы отсутствовали (сложные, смешанные боры, осинники, березняки). Учет производился на линейном маршруте с 4 до 7 час. утра. Результаты учета приведены в табл. 1.

Таблица 1

**Численность кукушек и иволог в очаге кольчатого шелкопряда и вне его (фаза гусеницы)**

| Стация | Длина маршрута в км | Число кукушек | | Число иволог | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | всего | на 1 км | всего | на 1 км |
| Очаг | 4,02 | 17 | 4,2 | 9 | 2,0 |
| Дубравы без заражения кольчатым шелкопрядом | 7,52 | 9 | 1,1 | 1 | 0,1 |

Следует упомянуть, что в начале июня, во время количественного учета, иволги только приступали к гнездованию, не были еще связаны с гнездовыми участками и поэтому легко концентрировались в очагах. К тому же зараженные шелкопрядом дубравы были вкраплены в здоровые насаждения и другие лесные стации, так что иволги, имеющие сравнительно большие гнездовые участки, могли свободно перелетать для кормления в очаги.

Поскольку кукушки вообще не связаны с выкармливанием птенцов, они способны концентрироваться в очагах в любое время лета.

В период, когда началось массовое окукливание гусениц (вторая половина июня), кукушки и иволги почти перестали встречаться в очагах. Уже 17 июня в кварталах 30—35 Комсомольского лесничества, где находился самый большой очаг кольчатого шелкопряда, на 1000 м маршрута не было встречено ни одной кукушки и иволги, хотя они раньше держались здесь массами. С 20 июня по 2 июля, когда гусеницы кольчатого шелкопряда окуклились, был проведен повторный учет кукушек и иволог в очагах и в незараженных участках леса. Общая длина маршрута составляла 25 км. Данные учета приводятся в табл. 2.

Таблица 2

**Численность кукушек и иволог в очаге кольчатого шелкопряда и вне его (фаза куколки)**

| Стация | Длина маршрута в км | Число кукушек | | Число иволог | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | всего | на 1 км | всего | на 1 км |
| Чернолесье | 5,778 | 7 | 1,4 | 4 | 0,7 |
| Сложный бор | 10,880 | 13 | 1,1 | 21 | 1,9 |
| Бор-зеленомошник | 3,700 | — | — | 7 | 2,[illegible] |
| Всего вне очага | 20,358 | 20 | 0,8 | 32 | 1,9 |
| Очаг | 4,640 | 1 | 0,1 | 2 | 0,[illegible] |

В табл. 2 видно, что после того как гусеницы кольчатого шелкопряда исчезли, кукушки и иволги отлетели из очагов в другие участки леса.

Наблюдения показали, что со второй половины мая кукушки и иволги питались почти исключительно гусеницами кольчатого шелкопряда. С 17 мая по 13 июня в 6 желудках кукушек были обнаружены исключительно гусеницы кольчатого шелкопряда, от 12 до 18 экз. в одном желудке. Только у одной птицы, добытой 14 июня, в желудке, помимо 18 гусениц кольчатого шелкопряда, были обнаружены незначительные остатки жуков. В этот же период убито 9 иволог. В 7 желудках обнаружены гусеницы кольчатого шелкопряда.

С полной уверенностью можно считать кукушку и иволгу важнейшими среди позвоночных врагами гусениц кольчатого шелкопряда. Оба эти вида в Бузулукском бору считаются массовыми. Роль остальных птиц в уничтожении гусениц кольчатого шелкопряда носит подчиненный характер.

В мае-июне убито 27 больших пестрых дятлов. Только у 4 из них в желудках были обнаружены гусеницы кольчатого шелкопряда (от 2 до 10 экз. в желудке). Несколько раз в дубравах, зараженных шелкопрядом, были встречены дятлы, которые кормились на дубах, склевывая гусениц. По данным Б. А. Голова (личное сообщение), гусеницы кольчатого шелкопряда иногда встречались в желудках сороки и обыкновенной овсянки.

Помимо указанных видов, в очаге в этот период обычно держались зяблики, пеночки-теньковки, вороны и горлицы. Единично встречались также соловьи и садовые славки. В желудках этих птиц гусеницы шелкопряда обнаружены не были. Мы не наблюдали, чтобы эти виды уничтожали гусениц в очаге.

Массовое окукливание кольчатого шелкопряда, как уже было указано, началось в середине июня. Куколки, расположенные в листьях, по сравнению с гусеницами, были плохо защищены. В связи с этим возросло и число видов птиц, уничтожающих их.

Если гусениц кольчатого шелкопряда уничтожали преимущественно кукушки и иволги, то в питании куколками принимали участие: 1) большие синицы, 2) гаичики, 3) обыкновенные лазоревки, 4) сойки, 5) сороки, 6) галки, 7) большие пестрые дятлы.

С первых же дней массового окукливания кольчатого шелкопряда в очагах стали появляться синицы и галки, которые кормились куколками на деревьях. Синицы гнездятся в Бузулукском бору чаще всего в пойме.

Таблица 3

**Численность синиц в очаге кольчатого шелкопряда и вне его (фаза куколки)**

| Стация | Длина маршрута в км | Число синиц: всего | Число синиц: на 1 км |
|---|---|---|---|
| Вне очага (Чернолесье, Сложный бор, Бор-зеленомошник) | 20,118 | 35 | 1,7 |
| Очаг | 3,140 | 44 | 14,0 |

Они отсутствовали в дубравах до начала июня; в середине июня у них появились первые выводки. Галки в этот период еще выкармливали птенцов. Учеты птиц в очагах проводились ежедневно. 21 июня в зараженной дубраве впервые были встречены 4 большие синицы, которые расклевывали коконы на деревьях. Здесь же держалась стая галок из 15 экземпля-

ров. На месте их кормежки были найдены многочисленные остатки расклеванных коконов шелкопряда, а в желудке убитой здесь же галки обнаружено 5 куколок. 22 июня в очаге кольчатого шелкопряда была встречена стайка обыкновенных лазоревок, которые расклевывали коконы. С этого времени синицы и галки стали держаться в очагах постоянно. С 20 июня по 2 июля были проведены линейные учеты птиц в очагах и в незараженных участках леса. Общее протяжение маршрута составляло 23 258 м (табл. 3).

То обстоятельство, что синицы концентрировались в очагах только в связи с появлением куколок кольчатого шелкопряда, подтверждается следующими данными. С 10 по 24 июля был проведен повторный маршрут с учетом синиц во всех типах леса; длина маршрута составляла 29 600 м. В этот период синицы уже держались стаями, к которым, как правило, присоединялись большие пестрые дятлы и поползни, а часто и пеночки. Распределение стай по стациям указано в табл. 4.

Таблица 4

Численность синиц в очаге кольчатого шелкопряда и вне его после вылета бабочек

| Тип леса | Длина маршрута в км | Число стай | Число синиц | |
|---|---|---|---|---|
| | | | всего | на 1 км |
| Сложный бор . . . . . . . . . . | 15,440 | 13 | 176 | 11,4 |
| Бор-зеленомошник . . . . . . . | 5,500 | 3 | 57 | 10,1 |
| Чернолесье . . . . . . . . . . . | 5,600 | — | — | — |
| Дубравы, зараженные кольчатым шелкопрядом . . . . . . . . . | 3.050 | — | 4 | 1,3 |

Из табл. 4 видно, что синицы держались в этот период преимущественно в сложных борах и отсутствовали в чернолесье, в том числе и в дубравах, где в июле куколок кольчатого шелкопряда уже нет. Поврежденные птицами коконы кольчатого шелкопряда встречались в очагах повсеместно.

С 30 июня нами проводился подсчет куколок на молодых невысоких деревьях и на отдельных ветках старых деревьев. Учитывалось число целых коконов, коконов, пораженных паразитическими насекомыми и расклеванных птицами. Подсчет был произведен на 25 деревьях высотой в 5—6 м и на 20 ветках старых деревьев. Всего было обнаружено 646 коконов, из них 130 коконов было расклевано птицами и 154 кокона заражено паразитическими насекомыми (тахины, семейство Larvivoridae). Таким образом, птицы снизили численность куколок кольчатого шелкопряда на 20,1%, насекомые — на 23,8%.

Бабочка кольчатого шелкопряда — ночная. Днем она сидит неподвижно на стволах деревьев или на траве и мало доступна дневным насекомоядным животным. Лёт бабочки в июле начинается не раньше 10 час. вечера. Достаточно полных данных о врагах бабочек кольчатого шелкопряда нами не получено. Во время лёта их уничтожали преимущественно козодои.

В конце июня нами было убито 10 козодоев. У одного из них в желудке было обнаружено 10 бабочек кольчатого шелкопряда, у второго — 3 бабочки кольчатого шелкопряда и остатки жуков, у четырех — белые ночные бабочки, не определимые до вида, у остальных жуки.

Несмотря на то, что на всех фазах развития кольчатого шелкопряда птицы уничтожали его, к концу лета в дубравах появилось большое коли-

чество новых кладок шелкопряда; т. е. очаг остался таким же интенсивным. При создавшихся обстоятельствах птицы не смогли заметно снизить численность шелкопряда.

### Очаг дубовой листовертки (Tortrix viridana L.). Изюмский район Харьковской области

В Изюмском лесхозе гусеницы дубовой листовертки появились в 1951 г. в двадцатых числах апреля, как только на дубах распустились листья. К 28 апреля гусеницы встречались уже повсеместно, объедая молодые листья на вершинах дубов.

С 30 апреля на деревьях стали попадаться куколки дубовой листовертки, а к 10 мая началось массовое окукливание. Лёт бабочек проходил с 27 мая по 10 июня.

С момента появления гусениц на деревьях мы проводили наблюдения в двух зараженных листоверткой участках леса — в 147 квартале Петровского лесничества в посадках дуба по пойме р. Северный Донец и в небольшой спелой дубраве 221 квартала Петровского лесничества, которая со всех сторон была окружена чистыми сосновыми насаждениями.

Степень заражения деревьев дубовой листоверткой в этих участках была различной.

В 147 квартале гусениц на деревьях было немного, к моменту окукливания на дубах были повреждены лишь самые верхушки крон. При подсчете куколок листовертки оказалось, что здесь на одну ветку дуба (длиной около 50 см) приходится в среднем 8,0 куколок.

В 221 квартале участок дубравы, окруженный чистыми сосновыми насаждениями, был поражен значительно сильнее. К началу мая почти вся листва на дубах была объедена гусеницами, даже на нижних ветках деревьев. При подсчете оказалось, что здесь на каждую ветку (длиной около 50 см) дерева приходилось в среднем 36,3 куколки, т. е. в 4,5 раза больше, чем в 147 квартале.

Сразу же после появления гусениц дубовой листовертки, в зараженных дубравах ежедневно можно было наблюдать птиц, уничтожающих их. 30 апреля в 147 квартале мы наблюдали 5 больших и 2 длиннохвостых синицы, которые склевывали гусениц с листвы, кочуя стайкой по кронам дубов. В желудке одной убитой большой синицы было найдено 5 гусениц и 2 куколки дубовой листовертки, в желудке зяблика, убитого здесь же,— остатки куколок.

9 мая в 147 квартале, на расстоянии 100 м в очаге была встречена стайка из 4 больших синиц и 6 зябликов, которые перелетали по веткам, склевывая листоверток. Несмотря на то, что зяблики и синицы в начале мая уже разбились на пары и приступили к кладкам, в очагах всегда встречались стайки этих птиц, напоминающие кочевки выводков после гнездования.

14 мая в 221 квартале, на расстоянии 300 м зарегистрирована стайка зябликов, полевых воробьев и больших синиц. Птицы собирали с деревьев гусениц и куколок листовертки. В желудке одного убитого зяблика обнаружено 14 гусениц.

Поскольку дубовая листовертка окукливается в листьях и ее куколки также легко доступны птицам, последние продолжали кормиться в очагах в течение всего мая. В зараженных дубравах, в 147 и 221 кварталах, синицы, полевые воробьи и зяблики встречались ежедневно. В конце мая в 221 квартале стали постоянно держаться сороки; в это же время сюда регулярно прилетали скворцы, гнездившиеся на расстоянии 500 м от дубравы, вблизи хутора. Эти птицы носили птенцам исключительно гусениц и куколок листовертки.

Во всех желудках птиц, убитых в очаге в этот период, были найдены гусеницы и куколки листовертки.

Как уже было указано, лёт бабочек проходил в первых числах июня. Бабочки дубовой листовертки дневные, сравнительно плохо летающие, во время лёта массами кружились около дубов, облепляли стволы и листья часто опускаясь на траву. Птицы уничтожали их так же свободно, как и куколок.

В связи с этим, птицы продолжали держаться в очагах и во время лёта бабочек. В первых числах июня появились выводки полевых воробьев, и число этих птиц в очагах сильно увеличилось.

1 июня в 221 квартале мы наблюдали стаю полевых воробьев в 30—35 штук; птицы кормились как на ветках деревьев, так и на земле, собирая бабочек. Здесь же кормились 3 зяблика, большая синица и буроголовая гаичка, а также постоянно появлялись скворцы.

Для того чтобы выяснить, как сильно увеличилась численность птиц в очагах дубовой листовертки в мае и начале июня, нами проводились регулярные учеты птиц в зараженных участках 147 и 221 кварталов и в дубравах без заражения.

На маршруте как в очаге, так и вне его, учитывались только те виды птиц, для которых непосредственными наблюдениями было доказано, что они питаются гусеницами или куколками дубовой листовертки. Сюда относились прежде всего синицы, зяблики, полевые воробьи.

Учеты проводились в ранние утренние часы на линейном маршруте. Поскольку очаги занимали очень небольшую территорию, общее протяжение маршрута в обоих очагах составляло всего 2600 м (табл. 5).

Таблица 5

**Численность птиц в очагах дубовой листовертки и в здоровой дубраве**

| Тип леса и степень его заражения дубовой листоверткой | Общая длина маршрута в м | Встречено птиц | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | зяблики | | синицы | | полевые воробьи | | общее количество | |
| | | всего | на 1 км | всего | на 1 км | всего | на 1 км | всего | на 1 км |
| Кв. 221, дубрава, очаг с интенсивным заражением | 2100 | 15 | 7,1 | 6 | 2,9 | 53 | 25,2 | 74 | 35,2 |
| Кв. 147, дубрава, слабый очаг | 800 | 8 | 10,0 | 14 | 17,5 | 4 | 5 | 26 | 32,5 |
| Дубрава с ясенем без заражения | 1100 | 3 | 2,7 | 4 | 3,6 | 1 | 0,9 | 8 | 7,2 |

Из табл. 5 видно, что, несмотря на начавшийся период гнездования, численность птиц, кормящихся листоверткой, в очагах этого вредителя была почти в пять раз больше, чем в здоровых дубравах.

В сильном и слабом очаге общая численность птиц, питающихся листоверткой, была примерно одинаковой (35,2 и 32,5 птицы на 1 км маршрута). Видимо, даже незначительное увеличение количества насекомых в данных условиях способствовало концентрации птиц в очаге.

Численность отдельных видов птиц в очаге 221 квартала и в 147 квартале была различна. Зяблики встречались одинаково часто в обоих очагах (7,1 в 221 квартале, 10,0 в 147 квартале). Численность синиц была заметно повышена в дубраве 147 квартала (17,5 птиц на 1 км) и почти совсем не увеличилась в очаге 221 квартала. Это объясняется, видимо, тем, что здесь отсутствовали благоприятные условия для гнездования больших синиц: дубрава была лишена подлеска, естественных дупел не было, а вокруг очага преобладали чистые сосновые насаждения. В то же время здесь чаще других птиц встречались полевые воробьи

Когда птицы кормятся куколками дубовой листовертки, они обычно прорывают лист, в котором окукливалась гусеница. Следы расклеванных куколок всегда встречаются на деревьях после кормления птиц.

Для того чтобы выяснить, насколько сильно птицы смогли снизить численность куколок дубовой листовертки, в очагах в конце мая нами был проведен учет куколок — целых и расклеванных птицами. Всего было просмотрено 1837 штук. Учет производился в обоих очагах (табл. 6).

Таблица 6

**Количество куколок дубовой листовертки, расклеванных птицами**

| Место учета | Сосчитано куколок | Из них целых | | Расклеванных птицами | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | абс. | % | абс. | % |
| **Слабый очаг, дубрава, кв. 147** . . . | 709 | 333 | 47,0 | 376 | 53,0 |
| **Очаг с интенсивным заражением, кв. 221** . . . . . . . . . . . . . | 1128 | 817 | 72,4 | 311 | 27,6 |

Следует отметить, что в обоих очагах лишь очень небольшое количество куколок было заражено грибными заболеваниями. Из 1875 просмотренных листоверток только 38 (2,03%) носили явные следы поражения.

При сравнении числа расклеванных куколок в слабом и интенсивном очаге оказалось, что там, где заражение дубравы достигло наибольшей интенсивности (квартал 221), число расклеванных птицами куколок составляло всего 27,6%. На участке с небольшим заражением (дубрава в 147 квартале) птицами было расклевано 53% куколок.

Можно предположить, что в дубраве 147 квартала более интенсивное уничтожение куколок объясняется тем, что здесь в первую очередь концентрировались синицы, которые могли более активно добывать куколок, чем зяблики и полевые воробьи.

Однако непосредственные наблюдения показали, что все виды птиц в обоих очагах питались исключительно гусеницами и куколками. Как уже говорилось, в 221 квартале воробьи и зяблики постоянно кормились на деревьях, тщательно обыскивая листья дубов. К тому же, как уже было указано, дубовую листовертку здесь регулярно уничтожали скворцы, прилетавшие в очаг с ближайшего хутора.

Таким образом, при одинаковой интенсивности истребления на участках с более низкой плотностью дубовой листовертки роль птиц в снижении ее численности значительно возросла.

Разные исследователи по-разному оценивают хозяйственную роль птиц в местах массового размножения вредителей.

Н. Я. Шевырев (1892), описывая случай полной ликвидации скворцами очага размножения гусениц ильмового ногохвоста, считает, что птицы могут играть важнейшую роль при массовом появлении насекомых. В. Г. Аверин (1941) отмечает, что в Донецком лесхозе скворцы смогли уничтожить очаг сосновой пяденицы. А. Н. Формозов, В. И. Осмоловская и К. Н. Благосклонов (1950), ссылаясь на материалы А. И. Ильинского, описывают случай ликвидации очага соснового шелкопряда грачами. Однако авторы указывают, что на подавление вспышки вредителя оказало благоприятное влияние изменение погоды. По данным Е. П. Кнорре (1947), в Бузулукском бору мухоловки-пеструшки имели важное значение в подавлении очага сосновой пяденицы. Правда, этот же автор указывает, что пяденица погибла здесь при наступлении холодной и сырой погоды. А. Б. Кистяковский (1950), изучавший питание птиц в очаге дубовой листовертки, пишет: «Можно смело утверждать, что при достаточной густоте населения птиц они смогут не только затормозить массовое

размножение вредителя, но и ликвидировать его...». Н. В. Шарлемань (1940) указывает, что особенно велика роль птиц в истреблении вредителей в годы массового размножения последних.

С другой стороны, Г. А. Брызгалин (1918) считает, что «главная польза, приносимая птицами, по мнению выдающихся наблюдателей и знатоков природы, состоит не в истреблении размножившихся насекомых, а в предупреждении такового бедствия». Лесовод Г. И. Танфильев (1894) указывает, что роль птиц в уничтожении массовых насекомых не всегда велика.

Мы также считаем, что в интенсивных и больших по площади очагах птицы часто не могут существенно повлиять на численность насекомых. Известные случаи полной ликвидации птицами больших очагов вредных насекомых часто происходят при стечении многих благоприятных обстоятельств, как это было, например, в случае, описанном Е. П. Кнорре (1947), или в наблюдениях А. И. Ильинского (Формозов, Осмоловская, Благосклонов, 1950).

При наблюдениях очагов дубовой листовертки нам удалось установить, что в местах с небольшой численностью гусениц значение птиц в их уничтожении значительно возрастало. Концентрация птиц и переключение их на питание вредителем произошло в тот момент, когда численность его только начинала расти, но не достигла еще больших размеров.

Нам приходилось сталкиваться с этим явлением не только в очагах дубовой листовертки. В конце июля 1950 г., в одном из участков чистых сосновых насаждений Бузулукского бора (квартал 38 заповедного лесничества) мы постоянно на одном и том же месте наблюдали стайку иволог в 20—30 штук. Птицы кормились высоко в кронах сосен. 28 июля нами были тщательно осмотрены сосновые насаждения этого участка, а из стаи убито 2 птицы. Оказалось, что на деревьях единично попадались бабочки соснового шелкопряда и пустые коконы его. Желудки убитых иволог были наполнены этими бабочками. Очевидно, они привлекли птиц в сосняк, хотя численность их была еще небольшой.

Подобное явление нам удалось наблюдать и в Изюмском лесхозе. 20 апреля 1951 г. на участке густого молодого сосняка площадью не более 300 м² мы встретили одновременно 4 болотных гаичек и 2 больших синиц, которые кормились на соснах, подвешиваясь к пучкам хвои. При внимательном осмотре веток мы обнаружили на них тлей. Несмотря на то, что в этот период синицы уже разбились на пары и приступили к гнездованию, мы встречали их здесь по нескольку штук постоянно до конца мая.

Таким образом, плотность птиц в очагах с незначительной численностью насекомых часто бывает такой же, как и при высокой численности вредителя. Естественно, что процент истребления вредителей птицами в слабых очагах во много раз выше, чем в густонаселенных.

Нам кажется, что вообще в условиях низкой, но повышающейся плотности насекомых роль птиц в снижении их численности значительно выше, чем в интенсивных очагах. С другой стороны, известно, что численность специфических паразитов вредных насекомых всегда возрастает параллельно нарастанию численности хозяина. В слабых, только что возникших очагах, как правило, паразитов мало и грибные заболевания отсутствуют. При массовых размножениях насекомых число их паразитов возрастает во много раз.

Можно предположить, что в местах массового размножения насекомых естественное подавление очагов происходит в основном за счет специфических паразитических насекомых; в местах с небольшой, но повышающейся численностью вредителей большое значение в уничтожении их имеют птицы.

Очевидно, что способ борьбы с вредными насекомыми при помощи привлечения насекомоядных птиц должен быть профилактическим.

## Литература


Аверин В. Г., 1912. Вредные и полезные животные в сельском хозяйстве, Харьков.— 1941. О мероприятиях по обогащению полей полезной дикой птицей, Зап. Харьк. с.-х. и-та.

Брызгалин Г. А., 1918. Птицы — друзья человека, Харьков.

Бутурлин С. А., 1936. Отряд дятловые, Полный определитель птиц СССР, т. III.

Керзина М. Н., 1949. Массовое размножение дубовой хохлатки и истребление ее птицами, Зоол. журн., XXVIII, 4.

Кістяковський О. Б., 1950. Птахи Закарпатської обл., АН УССР, Тр. Ин-та зоології, IV.

Кнорре Е. П., 1939. Засуха в Бузулукском бору, Н.-мет. зап. Гл. упр. по запов., вып. III.—1947. Опыт привлечения в очаги сосновой пяденицы насекомоядных птиц, как мера борьбы с этим вредителем, Н.-мет. зап. Гл. упр. по запов., вып. IX.

Коротнев Н. Н., 1892. Наши пернатые благодетели и меры их охранения, М.

Гандерильев Г. И., 1894. Пределы лесов на юге России.

Формозов А. Н., Осмоловская В. И., Благосклонов К. Н., 1950. Птицы и вредители леса.

Шарлемань Н. В., 1940. Значение птиц в ограничении численности вредных насекомых и грызунов, Тез. экол. конф. в Киеве.

Шевырев И. Я., 1892. Насекомоядные птицы и облеснение степей, Сел. хоз-во и лесоводство, февраль.

Rörig G., 1899. Ansammlungen von Vögeln in Nonnenrevieren, Ornith. Mschr., Nr. 2.

Vietinghoff A., 1925. Kraniche und Forleule, Anzeiger f. Schädlingskunde, Hft. 1.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# МАТЕРИАЛЫ ПО ПИТАНИЮ И ХОЗЯЙСТВЕННОМУ ЗНАЧЕНИЮ ФИЛИНА ВОСТОЧНОГО ПАМИРА И КОПЕТ-ДАГА

**И. М. ГРОМОВ и О. В. ЕГОРОВ**

**Зоологический институт Академии наук СССР**

Успешное разрешение вопросов, связанных с реконструкцией природы нашей страны, требует детального изучения экологии животных, полезная или вредная деятельность которых имеет хозяйственное значение. Так, разработка эффективных мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства включает в себя целый ряд мероприятий, среди которых охрана хищных птиц и сов, истребляющих вредных грызунов, занимает одно из видных мест. Однако большинство этих видов, наряду с истреблением мышевидных грызунов, уничтожает и некоторое количество ценных охотничье-промысловых животных.

Опыт показывает, что перенесение данных по экологии широко распространенных видов, полученных на материале, собранном в какой-либо одной части ареала, на животных того же вида, обитающих в других условиях, зачастую приводит к серьезным ошибкам. Необходим более конкретный подход и к оценке роли того или иного хищника, с обязательным учетом особенностей экологии вида в различных, по природным условиям, участках ареала. Для целого ряда хозяйственно важных видов необходимо продолжать накапливать в этом направлении новые данные.

В последнее время появился ряд работ, выясняющих характер пищевых связей филина, в особенности в ряде районов юга Европейской части СССР. В то же время особенности питания филина в Азиатской части Союза до настоящего времени оставались почти не изученными.

В настоящей статье приводятся материалы, характеризующие роль филина в животной жизни двух горных районов Средней Азии — Памира и Копет-Дага — на основании анализа содержимого погадок. Сбор материала производился во время экспедиционных поездок О. В. Егорова на восточный Памир в 1950 г. и в Копет-Даг в 1952 году.

## 1. Питание филина восточного Памира

Высочайшее нагорье восточного Памира населяет подвид филина Bubo bubo hemachalanus Hume. Многочисленные погадки этой птицы и вывалившиеся из них отдельные кости собраны в пещерах скалистого хребта, спускающегося к южному берегу оз. Ран-Куль (около 4100—4200 м абс. выс.). Кроме того, небольшое количество погадок было добыто в неглубокой нише в урочище Сары-Джилга, на расстоянии 5—6 км от этого озера. Следует отметить, что во время частых посещений этого района и неоднократных ночевок на берегу озера с июня по октябрь филин обнаружен не был. Обитавшие здесь филины были, повидимому, несколько лет тому назад выбиты охотниками, которых привлекает сюда обилие водоплавающей дичи. Эти птицы встречены в конце

шоля лишь в 12—15 км к северу от озера, вблизи невысокого хребта, более крутые западные склоны которого изобилуют небольшими нишами и пещерками.

Рис. 1. Характер мест гнездования и дневок филина на берегу оз. Ран-Куль, восточный Памир

Одна из пещер с погадками филина на южном берегу оз. Ран-Куль была расположена у основания почти отвесной скалы из доломитизированного известняка, другая — в верхней ее трети (рис. 1). Нижняя пещера имеет вход 1,5 м высотой, при ширине его в 2,5 м и глубине пищеры до 3 м; размеры входа в верхнюю пещеру 1,20 × 1,50 при глубине в 3,5—4 м. Оба выхода из пещер обращены на северо-запад, что делает невозможным проникновение в них яркого солнечного света. Образовались они, повидимому, в результате выветривания более рыхлых участков основной карбонатной породы; их дно покрыто слоем песчаной пыли, пометом сибирского козерога, пищухи и улара, причем общая мощность этого слоя редко превышает 12—15 см. Наряду с целыми погадками здесь собраны также отдельные кости из уже распавшихся погадок, которые лежали прямо на поверхности или были погребены на глубину до 8—10 см.

Кроме филина в многочисленных нишах и расселинах скал гнездятся красные утки и индийские гуси.

Основные охотничьи угодья обитавшего здесь филина захватывали три различные участка:

1) береговую линию озер Ран-Куль и Шор-Куль, где добывались в основном утки и кулики;

2) обширные отлогие склоны и широкие днища долин, покрытые своеобразной высокогорной растительностью степного и пустынного характера; здесь объектами охоты филина являлись главным образом заяц-толай, тибетская саджа, монгольский зуек, жаворонки и мелкие мышевидные грызуны;

3) скалы и осыпи, где филин добывал пищуху, серого хомячка, а в разреженных каменистых осыпях у подножий склонов, и толая. Не исключена возможность того, что в районе богатых нишами отвесных скал жертвами филина становились также красные утки и индийские

гуси, хотя более вероятно, что он ловил их молодняк вблизи береговой линии.

Анализ погадок из небольшой ниши, расположенной в 5—6 км от берега оз. Ран-Куль, показывает, что, судя по отсутствию остатков водоплавающей и болотной птицы, у обитавшего здесь филина из охотничьего ареала была уже исключена береговая линия. В то же время для европейского филина установлена дальность охотничьих маршрутов, достигающая 10 км (Громов и Парфенова, 1950).

О количественном и видовом составе пищи филина на восточном Памире дает представление табл. 1.

Таблица 1

**Состав пищи филина (позвоночные животные) на южном берегу оз. Ран-Куль и в урочище Сары-Джилга по костным остаткам из погадок**

| № п/п. | Животные | Колич. особей | | Колич. костей | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | абс. | % | абс. | % |
| 1 | Сурок длиннохвостый | 1 | 1,28 | 1 | 0,27 |
| 2 | Хомячок серый | 4 | 5,14 | 20 | 5,32 |
| 3 | Пеструшка желтая | 1 | 1,28 | 2 | 0,53 |
| 4 | Полевка памирская | 3 | 3,86 | 15 | 4,00 |
| 5 | Заяц-толай | 32 | 41,00 | 183 | 48,60 |
| 6 | Пищуха большеухая | 6 | 7,70 | 42 | 11,20 |
| | Итого млекопитающих | 47 | 60,26 | 263 | 69,90 |
| 1 | Улар гималайский | 1 | 1,28 | 1 | 0,27 |
| 2 | Саджа тибетская | 2 | 2,56 | 7 | 1,86 |
| 3 | Камышница | 1 | 1,28 | 1 | 0,27 |
| 4 | Лысуха | 1 | 1,28 | 1 | 0,27 |
| 5 | Ржанки | 5 | 6,40 | 28 | 7,46 |
| 6 | Зуек монгольский | 4 | 5,14 | 17 | 4,52 |
| 7 | Перевозчик | 2 | 2,56 | 11 | 2,92 |
| 8 | Крачка | 1 | 1,28 | 2 | 0,53 |
| 9 | Гусь индийский | 1 | 1,28 | 1 | 0,27 |
| 10 | Утка красная | 2 | 2,56 | 6 | 1,59 |
| 11 | Чирок | 3 | 3,86 | 11 | 2,92 |
| 12 | Нырок хохлатый | 2 | 2,56 | 6 | 1,59 |
| 13 | Жаворонок рогатый | 4 | 5,14 | 18 | 4,81 |
| 14 | Дрозд | 1 | 1,28 | 2 | 0,53 |
| 15 | Неопределенные | 1 | 1,28 | 1 | 0,27 |
| | Итого птиц | 31 | 39,74 | 113 | 30,10 |
| | Всего | 78 | 100,0 | 376 | 100,0 |

Количество экземпляров того или иного вида учитывалось по наибольшему числу элементов скелета одной стороны (нижние челюсти, фрагменты черепа, таз, бедра, голени и плечевые кости). Установление наибольшего количества экземпляров путем подсчета лишь наиболее легко определимых нижних челюстей или крупных фрагментов черепа с сохранившимися зубами для целого ряда видов животных нередко дает заниженные показатели относительного обилия числа особей. Так количество съеденных филином зайцев, установленное путем подсчета нижних челюстей и крупных фрагментов черепа с сохранившимися зубами, составляет всего 6 экз., тогда как учет левых половинок таза дает

32 Подсчет количества съеденных пищух по нижним челюстям дает 4 экз., а по бедренным костям — 6.

Нарушение естественных соотношений в количестве костей различных отделов скелета при подсчете их в погадках филина для мелких и крупных животных происходит, повидимому, по разным причинам. Первых филин обычно заглатывает целиком, поэтому отсутствие отдельных костей может быть объяснено чисто случайными причинами. При поедании же крупных животных наиболее массивные кости этот хищник может оставлять на месте кормежки. В. П. Теплов (1948) отмечает, что филин в условиях Печоро-Ылычского заповедника поедает зайца-беляка на месте поимки, оставляя кишки с желудком, голову и задние ноги. Следует отметить, что трубчатые кости задних конечностей, наряду с фалангами пальцев зайца-толая с восточного Памира, явно преобладают в погадках филина, а кости таза достигают наибольшего количества. Судя по этому, филин, очевидно, заглатывает всю заднюю ногу, предварительно расчленив ее на части.

Анализ содержимого собранных И. М. Громовым в 1951 г. погадок филина с Самарской луки, в которых также содержится много костных остатков крупных зайцев-беляков, показывает, что наряду с трубчатыми костями задних конечностей молодняка встречаются таковые и взрослых животных, но раздробленные на отдельные фрагменты длиной не более 4—5 см (табл. 2).

Таблица 2

**Относительное количество различных костей скелета зайцев в погадках филина на восточном Памире и Самарской луке**

| Кости | Памир | | Самарская лука | |
|---|---|---|---|---|
| | число костей | % | число костей | % |
| Таз | 62 | 28,6 | 42 | 19,2 |
| Нижняя челюсть | 10 | 4,7 | 30 | 13,6 |
| Плечевая кость | 29 | 13,4 | 44 | 20,0 |
| Бедренная кость | 43 | 19,9 | 26 | 11,8 |
| Большая берцовая кость | 37 | 17,2 | 37 | 16,8 |
| Пяточная кость | 35 | 16,2 | 41 | 18,6 |
| Итого | 216 | 100,0 | 220 | 100,0 |

Повидимому, при поедании зайцев филин оказывает предпочтение крестцовому отделу, так как кости таза представлены в погадках этого хищника наиболее полно; поэтому по ним и приходится вести подсчет количества съеденных экземпляров. Как видно из табл. 2, бедренные кости зайцев с Самарской луки по сравнению с остальными отделами скелета находятся в меньшинстве, в то же время из 26 остатков этой кости 7 фрагментов ее проксимального отдела принадлежат вполне взрослым животным. Интересно, что нижние челюсти более крупного зайца-беляка с Самарской луки встречаются в погадках среднерусского филина значительно чаще, чем таковые мелкого толая у филина с восточного Памира. Таким образом, даже при поедании крупной добычи филин обычно не пренебрегает и массивными костями, а, предварительно раздробив их на части, заглатывает вместе с находящимися на них мягкими тканями.

Как видно из табл. 1, в погадках филина с восточного Памира отмечено 6 видов млекопитающих и 15 видов птиц. При этом млекопитающие по количеству экземпляров в кормовом балансе этого хищника имеют несколько больший вес (60,3%), чем птицы (39,7%). Основу же

питания филина на восточном Памире составляют зайцы, остатки которых достигают 41% от общего количества съеденных животных. Ничтожно малое количество костных остатков другого крупного грызуна — сурка объясняется как чрезвычайной редкостью этого вида на окружающих Ран-Куль хребтах, так и несовпадением периода его суточной активности с таковой филина.

Анализ видового состава млекопитающих показывает, что большая их часть (заяц-толай, желтая пеструшка, сурок и полевка) добыта филином преимущественно на втором охотничьем участке (пологие склоны и широкие днища долин), тогда как пищуха серый хомячок и, возможно, некоторое количество зайцев — на третьем (скалы и осыпи). Основная масса птиц (до 65% по количеству видов и 60% от общего количества особей) поймана филином вблизи береговой линии, остальные — на втором участке. Следует отметить, что животные, обитающие вблизи береговой линии, служат объектом питания филина лишь поздней весной, летом и осенью, когда водоем свободен от льда. В остальное время года основным и почти единственным местом охоты филина являются отлогие склоны и широкие днища долин. В тех же районах высокогорья, где нет поблизости водоемов, животные названного участка служат основным объектом питания филина в течение всего года.

Ввиду того, что во всех частях ареала филина зайцы играют значительную роль в его питании, а хозяйственное значение их далеко не безразлично, представляется интересным выяснить также и возрастной состав зайцев в остатках пищи этой совы. Подсчет, произведенный по тем же тазовым костям, имеющим довольно характерные отличия у молодых и взрослых зверьков, показал, что из 32 особей зайцев-толаев, обнаруженных в погадках филина с восточного Памира, было 16 молодых, или 50% от общего количества экземпляров.

При определении видового состава зайцев-беляков и русаков, обнаруженных в погадках филина в Куйбышевском заповеднике (сборы экспедиции ЗИН в 1951 г.), выяснилось, что из общего количества равного 12 экз., взрослых животных оказалось 4, или 33,3%. Примерно такое же соотношение молодых и взрослых зайцев оказалось в погадках филина, собранных в юго-восточном углу Самарской луки, где из 10 отмеченных экземпляров 3 принадлежат взрослым.

Согласно данным А. М. Колосова (1941), у русака в степях Предкавказья в среднем на одну самку приходится 10 молодых (в четырех пометах), тогда как в средней полосе Союза при двух пометах на одну самку приходится около 7 новорожденных зайчат. С. П. Наумов (1947) приводит данные по интенсивности размножения зайца-беляка в условиях средней полосы Союза, где этот грызун дает до трех пометов в год. Среднее количество эмбрионов в первом помете достигает 4, во втором — 4,2 и третьем — 3,2. Если учесть, что эмбриональная смертность равна примерно 19%, то общее количество родившихся в течение года зайчат составит также около 7 экз. на одну самку.

На юге Таджикистана С. У. Строганов и А. С. Строганова (1944) отмечают довольно высокую плодовитость толая, который дает до четырех более или менее обособленных пометов в год. Авторы указывают, что в 1943 г. самки практически приносили в среднем по 2 детеныша в одном помете, что при наличии четырех пометов должно составить 8 зайчат на одну самку. Однако возрастной состав добытых зайцев-песчаников (60 экз.) показывает довольно низкий процент молодняка в составе популяции, равный примерно 35%. Причины столь низкого процента молодняка авторы склонны усматривать в большой эмбриональной смертности, вызванной сильным гельминтозом. Вполне возможно, что в суровых условиях восточного Памира (на высоте около 400 м) у зайца-толая количество молодняка также несколько сокращено.

Само собой разумеется, что соотношение остатков молодых и взрос-

лых зайцев в погадках филина в значительной степени определяется сезоном года, однако собранный нами материал, повидимому целиком относящийся к летнему периоду, не дает основания говорить о наличии выборочности в поедании этим хищником определенных возрастных групп зайцев, ибо процентное отношение последних близко к существующему в природе.

Недостаток материала не позволяет судить о возрастном составе других поедаемых филином животных, однако остатки всех 4 серых хомячков, 3 полевок и сурка принадлежат молодым экземплярам. Из птиц костные остатки улара, индийского гуся и красной утки также принадлежат молодняку. Утки, некоторые кулики, камышница, лысуха, крачка и дрозд встречаются в окрестностях оз. Ран-Куль на пролете, поэтому их костные остатки принадлежат лишь взрослым экземплярам.

## 2. Питание филина в горах юго-западной Туркмении

В горах Копет-Дага встречается довольно широко распространенный в Средней Азии подвид филина Bubo bubo omissus Dementiev. Погадки этого хищника, в количестве около 50, собраны в одном из боковых ущелий, выходящем к долине ручья Ай-Дере, правого притока р. Сумбар. В ущелье Ай-Дере и идущих параллельно ему соседних долинах в ночные часы неоднократно приходилось видеть самих птиц и слышать их характерный крик.

Долина притока Ай-Дере характерна тем, что воды горного потока, постепенно врезаясь в толщу коренных известковых пород, образовали четыре или пять хорошо обособленных террас с крутыми отвесными стенками, достигающими нескольких десятков метров высоты. Аналогичные террасы имеются как в соседних долинах, так и в многочисленных боковых ущельях. Отвесные стены террас изобилуют нишами, трещинами и небольшими пещерами. Большинство пещер образовалось за счет механического выветривания более рыхлых песчаниковых включений в основную известковую породу. Ниши по большей части возникают за счет выпадения небольших продолговатых или округлых включений твердого известняка из отвесных стенок террас. Многочисленные навесы и карнизы обычно являются следствием неодинаковой механической прочности отдельных слоев террасы, в результате чего более рыхлые пласты слабо сцементированного известняка или песчаника разрушают-

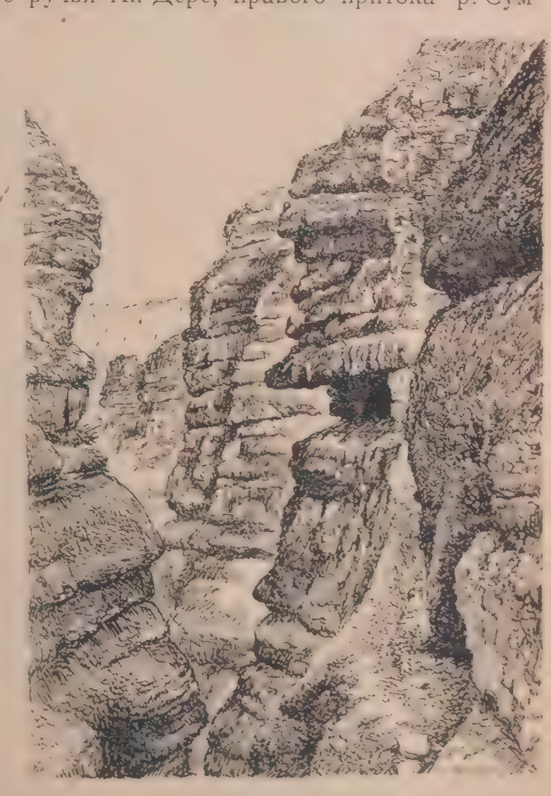


Рис. 2. Характер мест дневки филина в ущелье Ай-Дере, Копет-Даг, долина р. Сумбара

ся значительно быстрее, образуя на всем своем протяжении довольно глубокие впадины.

Перечисленные выше образования используются филином и другими совами в качестве дневных убежищ и мест гнездования (рис. 2).

Место, где были собраны погадки филина, представляет собой обширную нишу (4,5 × 1,5 м при глубине 3 м), образовавшуюся под громадным навесом на высоте 7—8 м от дна долины. Поверхность расположенного между двумя слоями известняка 2,5—3-метрового слоя песчаника, образующая дно ниши, имеет небольшой наклон наружу, поэтому большинство погадок филина вместе с мелкоземом скатывается вниз и падает на пересыхающее русло горного ручья. После весеннего таяния снегов и сильных дождей погадки филина и выпавшие из них костные остатки уносятся водой, поэтому собранный нами материал неизбежно ограничивается сравнительно небольшим промежутком времени и не дает возможности судить о питании этого хищника на протяжении ряда лет.

Как можно заключить из осмотра окружающей местности, основные охотничьи угодья филина заключают следующие ландшафтные участки:

1. Дно долины с редкими деревьями грецкого ореха, чинара и карагача и группами густых кустарников, главным образом ежевики, боярышника и акаций. Здесь же, на наиболее удобных для орошения участках, разбросаны площадки культурных полей и искусственных древесных насаждений. Из объектов питания филина здесь встречены лесная и домовая мыши, лесная соня, белобрюхая белозубка и, в меньшем количестве, общественная полевка и персидская песчанка.

2. Крутые склоны ущелий с редкими деревцами фисташки, карагача и арчи и выходами скал и каменистых осыпей. Здесь филин охотится преимущественно на серого и мышевидного хомячков, персидскую песчанку и мышевидную соню.

3. Обширные площади отлогих склонов и плоских вершин, покрытых злаково-полынной степью. До 30% подобных участков занято под культуру зерновых. Из числа поедаемых филином животных здесь преобладают общественная полевка и афганская слепушонка.

Сравнивая данные, приведенные в табл. 3, с особенностями распространения мышевидных грызунов в горах Копет-Дага, можно выяснить роль животных того или иного участка в питании филина. Так, животные, обитающие преимущественно на первом охотничьем участке филина (поросшие деревьями и кустарниками днища долин), в общей сложности составляют около 13% всего количества съеденных филином особей. Грызуны, свойственные главным образом второму участку (крутые склоны ущелий с одиночными деревцами и выходами скал и каменистых осыпей), составляют около 18,5%. Наконец, количество грызунов, свойственных обширным площадям отлогих остепненных склонов с участками культурных земель, достигает 68,5% от общего количества учтенных в погадках филина экземпляров млекопитающих.

Кроме того, в погадках филина обнаружены остатки 7 фаланг и 3 скарабеев, что от общего количества съеденных животных составляет около 6%.

Следует отметить, что костей пластинчатозубой крысы, обитающей в большом количестве вдоль реки и некоторых арыков, не найдено. В то же время этот грызун отмечен А. И. Ивановым в погадках филина в юго-западном Таджикистане и Г. П. Дементьевым (1952) в окрестностях оз. Б. Делели (Туркмения). Кроме того, ряд грызунов, хотя в основном и свойствен первому и второму участкам, однако иногда встречается в небольшом количестве и на третьем, в месте перехода злаково-полынной степи в более крутые склоны с редкими деревцами и кустарниками. А такие виды, как персидская песчанка и, отчасти, серый хомячок, можно видеть и на довольно отлогих остепненных участках, удаленных на значительное расстояние от богатых скалами и осыпями крутых склонов

ущелий. Вместе с тем общественная полевка не составляет исключения в густых зарослях днища долин. Тем не менее, сопоставляя данные табл. 3

Таблица 3

**Состав пищи филина (позвоночные животные) в юго-западном Копет-Даге (долина Сумбара, ущелье Ай-Дере) по костным остаткам из погадок**

| Животные | Колич. экземпл. | | Колич. костей | |
|---|---|---|---|---|
| | абс. | % | абс. | % |
| Белозубка белобрюхая | 4 | 2,48 | 14 | 1,07 |
| Соня лесная | 1 | 0,62 | 2 | 0,15 |
| „ мышевидная | 1 | 0,62 | 2 | 0,15 |
| Мышь домовая | 3 | 1,86 | 20 | 1,53 |
| „ лесная | 13 | 8,09 | 84 | 6,38 |
| Хомячок серый | 20 | 12,40 | 122 | 9,25 |
| „ мышевидный | 1 | 0,62 | 2 | 0,15 |
| Песчанка персидская | 7 | 4,34 | 68 | 5,17 |
| Полевка общественная | 103 | 64,00 | 958 | 72,54 |
| Слепушонка афганская | 6 | 3,73 | 44 | 3,36 |
| Итого млекопитающих | 159 | 98,76 | 1316 | 99,77 |
| Кеклик | 2 | 1,24 | 3 | 0,23 |
| Всего позвоночных | 161 | 100,0 | 1319 | 100,0 |

с непосредственными наблюдениями в природе, можно с полной уверенностью сказать, что главную роль в питании филина играют грызуны, свойственные в основном обширным остепненным участкам отлогих склонов верхней части хребтов.

Как видно из табл. 3, основу питания филина на Сумбаре составляют млекопитающие (98,7%), из которых около 96,2% приходится на долю мышевидных грызунов. Невольно поражает чрезвычайно низкий процент (1,24) остатков птиц, хотя на недостаток их в долине р. Сумбара и особенно в ущелье Ай-Дере пожаловаться нельзя. За одну дневную экскурсию по отлогим остепненным склонам хребтов вблизи выхода родников можно было встретить не менее 200—300 кекликов, однако в погадках филина эти птицы представлены единичными экземплярами. К тому же в погадке, где содержались остатки одного из кекликов, обнаружена дробина, что дает основание предполагать, что филин поймал подранка, которые при интенсивной охоте на кекликов местного населения попадаются довольно часто. Возможно также, что причина почти полного отсутствия этих птиц в погадках филина заключается в существенных различиях характера суточной активности обоих видов, так как кеклики задолго до наступления темноты прячутся в густой траве, где неподвижно проводят все темное время суток.

Т. М. Кулаева (1949) приводит материалы, иллюстрирующие изменения в составе кормов филина в зависимости от колебания численности тех или иных объектов питания в пределах охотничьего ареала этого хищника. И. М. Громов и Н. М. Парфенова (1950) указывают, что филин охотится главным образом за наиболее крупными видами, имеющими в данный момент достаточно высокую численность, а из наиболее мелких — за колониальными формами. Преобладание в составе кормов филина в долине р. Сумбара общественной полевки (64%) может быть, повидимому, объяснено тем, что она населяет открытые местообитания, отличается колониальностью и, кроме того, в 1952 г. этот грызун дости-

гал высокой численности. Следует отметить, что численность лесной и домовой мыши, а также персидской песчанки и пластинчатозубой крысы в указанном районе также была довольно значительной, однако в силу своих экологических особенностей (отсутствие колониальности, закрытый характер местообитаний и др.) они играют сравнительно небольшую роль в кормовом рационе филина.

На составе поедаемых кормов существенно отражаются и экологические особенности самого филина, заключающиеся в предпочтении им не только тех или иных видов животных, но и определенных ландшафтов, входящих в охотничий ареал. Это особенно наглядно демонстрируется сопоставлением содержимого погадок филина и ушастой совы, собранных в том же ущелье Ай-Дере.

Рис. 3. Пещера в ущелье Ай-Дере — место гнездовья ушастой совы, Копет-Даг, долина р. Сумбара

Погадки в количестве 20 штук были собраны на месте дневки 4 ушастых сов под небольшим карнизом в узком, заросшем деревьями, тенистом ущелье (рис. 3). Большая часть остатков их трапезы находилась, повидимому, в небольшой пещерке в отвесной скале, так как прямо под ней лежало несколько свежих погадок. Однако из-за отсутствия специальных приспособлений проникнуть туда не удалось.

Как видно из табл. 4, основу питания ушастой совы в долине Ай-Дере составляют мышевидные грызуны (около 95% от общего количества экземпляров). При этом животные, обитающие главным образом на первом охотничьем участке (см. выше для филина), в кормовом рационе ушастой совы составляют около 40,5%, тогда как грызуны, свойственные второму участку — 16,6%, а третьему — 40,5%.

При сравнении особенностей питания филина и ушастой совы прежде всего бросается в глаза довольно резкое увеличение у последней остатков животных, свойственных первому участку, за счет сокращения относительного обилия грызунов, характерных преимущественно для третьего участка. Следует отметить, что общественная полевка, персидская песчанка и серый хомячок иногда также встречаются и на первом участке. Следовательно, удельный вес обитающих здесь животных в кормовом рационе ушастой совы на самом деле даже несколько больше.

Все это говорит о том, что частота встречаемости остатков отдельных видов животных в погадках того или иного хищника в значительной степени определяется особенностями экологии последнего. Сказанное чрезвычайно наглядно подтверждается сравнением наибольшего относи-

Таблица 4

**Состав пищи ушастой совы (позвоночные животные) в ущелье Ай-Дере по костным остаткам из погадок**

| Животные | Колич. особей | | Колич. костей | |
|---|---|---|---|---|
| | абс. | % | абс. | % |
| Белозубка белобрюхая | 1 | 2,38 | 2 | 0,67 |
| Мышь домовая | 2 | 4,75 | 11 | 3,67 |
| „ лесная | 13 | 31,00 | 102 | 34,20 |
| Хомячок серый | 5 | 11,90 | 33 | 11,00 |
| Песчанка персидская | 2 | 4,75 | 13 | 4,35 |
| Полевка общественная | 15 | 35,70 | 123 | 41,10 |
| „ закаспийская | 1 | 2,38 | 1 | 0,33 |
| Слепушонка афганская | 2 | 4,76 | 13 | 4,35 |
| Итого млекопитающих | 41 | 97,06 | 298 | 99,06 |
| Овсянка | 1 | 2,38 | 1 | 0,33 |
| Всего | 42 | 100,0 | 299 | 100,0 |

тельного количества остатков лесных мышей и общественных полевок, обнаруженных в погадках филина и ушастой совы (табл. 5).

Следует отметить, что лесная мышь и общественная полевка в долине Ай Дере всюду достигали довольно высокой численности, поэтому отмеченные особенности в питании филина и ушастой совы должны быть объяснены предпочтением ими различных охотничьих участков. Не случайно, повидимому, и то обстоятельство, что в погадках филина и ушастой совы с Копет-Дага не обнаружено ни одного остатка пластинчатозубой крысы, живущей в густых зарослях вдоль реки и некоторых арыков. То же самое можно сказать и о закаспийской полевке, которой не оказалось в погадках филина, приуроченного к более открытому рельефу, но остатки которой были встречены у ушастой совы, охотящейся в основном в пойме реки, где эта полевка не составляет редкости.

Таблица 5

**Относительное количество лесных мышей и общественных полевок в погадках филина и ушастой совы**

| Животные | Обществ. полевка | | Лесная мышь | |
|---|---|---|---|---|
| | число экз. | % | число экз. | % |
| Филин | 103 | 64,0 | 13 | 8,09 |
| Ушастая сова | 15 | 35,7 | 13 | 31,00 |

Одновременно с подсчетом количества костных остатков в погадках филина и ушастой совы с Копет-Дага нами сделана попытка произвести анализ возрастного и полового состава съеденных ими животных. При этом брались только те виды, число экземпляров которых было больше десяти, а данные по соотношению полов приводятся лишь для общественной полевки, общее количество которой, определенное по остаткам безымянных костей, достигает 85 особей.

Определение примерного соотношения возрастных групп грызунов производилось путем подсчета количества бедренных костей с приросшими и отвалившимися нижними эпифизами, что давало возможность

грубо распределить имеющиеся костные остатки на две группы: молодых и взрослых. Соотношение возрастных групп грызунов, естественно, претерпевает резкие изменения в зависимости от сезона года, однако собранный нами материал целиком относится к летнему периоду (табл. 6).

Таблица 6

**Соотношение возрастных групп некоторых грызунов в остатках погадок филина и ушастой совы**

| Животные | Филин | | | Ушастая сова | | | % молодых в погадках обоих хищников |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | общее число экз. | число молодых | % молодых | общее число экз. | число молодых | % молодых | |
| Полевка общественная | 103 | 83 | 80,5 | 15 | 13 | 87 | 81,4 |
| Мышь лесная | 13 | 11 | 84,5 | 13 | 11 | 84,5 | 84,5 |
| Хомячок серый | 20 | 17 | 85,0 | 8 | 3 | 60,0 | 80,0 |

Явное преобладание в погадках филина и ушастой совы костных остатков молодых зверьков вряд ли можно отнести за счет того, что молодые животные значительно чаще становятся жертвами хищников. Характер приведенных величин скорее указывает на то, что обнаруженное в погадках соотношение, повидимому, близко к существующему в природе. Таким образом, говорить о наличии определенной выборочности в поедании этими совами представителей определенных возрастных групп мелких мышевидных грызунов, видимо, не приходится.

Определение соотношения полов у общественной полевки из погадок филина и ушастой совы производилось по методу, предложенному Т. М. Кулаевой (1949), основанному на различиях в форме безымянных костей у различных полов. Седалищная и лобковая кости самок довольно сильно вытянуты, что отражается и на форме запирательного отверстия, которое у самок более продолговато и округло, чем у самцов. Кроме того, лобковая кость самок, по сравнению с таковой самцов, значительно у́же.

Таблица 7

**Соотношение полов общественной полевки в костных остатках из погадок филина и ушастой совы с Копет-Дага**

| Филин | | | Ушастая сова | | | Всего | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| число экз. полевки | % самок | % самцов | число экз. полевки | % самок | % самцов | % самок | % самцов |
| 70 | 44,4 | 55,6 | 15 | 53,4 | 46,6 | 48,9 | 51,1 |

Как видно из табл. 7, в погадках филина преобладают костные остатки самцов. Обратные соотношения в погадках ушастой совы объясняются, повидимому, сравнительно небольшим количеством материала (15 экз., из которых самок — 8, самцов — 7). Общее же количество самцов и самок в погадках обоих хищников дает отношение полов, близкое к единице. Следует в то же время отметить, что тонкие безымянные кости самок в погадках филина и ушастой совы легче разрушаются, чем более массивные кости самцов. Излом обычно происходит в области наиболее узкой части лобковой кости. Так, процент изломанных безы-

мянных костей самцов составляет 41,5 у филина и 7,1 у ушастой совы, тогда как соответствующие цифры для самок — 62,5 и 40,0. Несколько лучшая сохранность костей таза в погадках ушастой совы, повидимому, не случайна, так как это же наблюдается и в отношении остатков черепа. Так, из 90 черепов общественной полевки, обнаруженных в погадках филина, у всех без исключения был отчленен теменной и затылочный отделы вместе с барабанными камерами, тогда как из 10 черепов этого же грызуна из погадок ушастой совы 4 сохранились полностью.

### 3. О хозяйственном значении филина и некоторых общих особенностях его питания

В настоящее время вполне установлено, что хозяйственное значение филина в различных экологических условиях далеко не одинаково. Так, в условиях Печоро-Ылычского заповедника, по данным В. П. Теплова (1948), филин является серьезным врагом массовых пушных видов млекопитающих, а также боровой и водоплавающей дичи, и, кроме того, конкурентом ценных пушных зверей в области питания.

Т. М. Кулаева (1949) считает филина на территории Татарии скорее вредным животным, так как он поедает выхухолей, зайцев, водяных крыс и птиц. Однако необходимо заметить, что, по данным Кулаевой, основу питания филина составляет водяная крыса, относительное количество которой в погадках составляет 82,5%. По данным же И. В. Жаркова и В. П. Теплова (1932), этот грызун в погадках филина в Камской пойме достигает 95,8% от всех данных, причем процент зайцев, несмотря на достаточное количество их в пойме, едва превышает 1. Повидимому, данная Кулаевой отрицательная оценка хозяйственного значения филина на территории Татарии основана на не вполне правильной оценке роли водяной крысы, общие результаты деятельности которой вряд ли можно считать полезными.

В полупустыне северо-западного Прикаспия, по данным Н. П. Миронова (1949), основу питания филина составляют мелкие грызуны, процент которых достигает 82,7. В этих условиях филин подлежит охране, так как уничтожаемые им грызуны являются серьезными вредителями сельского хозяйства или распространителями инфекционных заболеваний. К такому же выводу приходят И. М. Громов и Н. М. Парфенова (1950), считающие, что в Индерском Приуралье польза, приносимая филином уничтожением вредных грызунов, намного превышает вред от истребления полезных птиц, в связи с чем этот хищник заслуживает безусловной охраны.

Полезным следует признать и филина Армянской ССР (Т. М. Соснихина, 1948), так как основу его питания составляют вредные в сельском хозяйстве животные, процент которых достигает 83,48 от общего количества обнаруженных в погадках особей животных.

По имеющимся в настоящее время довольно скудным литературным данным о питании филина на юге Средней Азии судить о его хозяйственном значении не представляется возможным. Так, Зарудный (1896) указывает, что основными объектами питания филина в Закаспийском крае в горных районах являются пищухи, кеклики, клушицы, голуби и иногда молодые козлы, а на равнине — ежи, песчанки, зайцы и другие млекопитающие и птицы средней величины. Г. П. Дементьев (1952) сообщает, что в горах Уч-Кую над Нухуром были найдены погадки филина, содержащие остатки пищух, и само гнездо было расположено вблизи колонии этого зверька. Кроме того, в погадках и поедях филина в окрестностях Ашхабада зимой 1941—1942 г. были обнаружены остатки жаворонков и других птиц, но чаще всего иглы и кости ежей и остатки большой песчанки. На озере Б. Делели в марте 1942 г. в погадках филина отмечены шерсть и кости большой песчанки, зайца, но чаще всего пластин-

чатозубой крысы; из птиц отмечены кости и перья уток. Кроме того, ссылаясь на данные А. Н. Формозова, автор указывает на наличие в погадках и на кормовых столиках филина у Тахта-Базара остатков сольпуг, жуков-носорогов, из птиц — лысухи, болотной курочки, чирка, горлицы и из млекопитающих — полевок, слепушонки, летучих мышей и песчанки. Однако приведенный перечень видов без их количественного соотношения, естественно, не может создать правильное представление о хозяйственном значении филина; поэтому мы попытались грубо определить процентное отношение полезных, вредных и безразличных в хозяйственном отношении животных среди установленных нами выше основных объектов питания этого хищника (табл. 8).

Таблица 8

**Соотношение числа видов животных различного хозяйственного значения в питании филина Памира и Копет-Дага**

| Группы животных | Восточный Памир | | | | Копет-Даг | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | колич. видов | | колич. особей | | колич. видов | | колич. особей | |
| | абс. | % | абс. | % | абс. | % | абс. | % |
| Полезные животные | 12 | 60,0 | 55 | 70,48 | 2 | 18,2 | 6 | 3,72 |
| Безразличные „ | 6 | 30,0 | 15 | 19,24 | 3 | 27,3 | 8 | 4,97 |
| Вредные „ | 2 | 10,0 | 7 | 9,00 | 6 | 54,5 | 147 | 91,31 |
| Итого | 20 | 100,0 | 77 | 98,72 | 11 | 100,0 | 161 | 100,0 |

Таким образом, если основу питания филина на восточном Памире составляют преимущественно полезные в хозяйственном отношении животные, среди которых наибольший удельный вес имеет заяц-толай (41%), то большинство объектов питания филина в долине Сумбара представлено мышевидными грызунами, являющимися серьезными вредителями сельскохозяйственных культур и лесных насаждений. Следует отметить, что в выпущенной в 1952 г. Инспекцией по делам охоты при Совете Министров Туркменской ССР инструкции рекомендуется уничтожать филина, как злейшего врага охотничье-промысловых животных.

Вполне возможно, что подобная оценка роли филина происходит от неоправданного перенесения на всю территорию республики экологических особенностей этого хищника в районе зимовки водоплавающих птиц на юго-восточном побережье Каспия, где он, по данным Ю. А. Исакова и К. А. Воробьева (1940), действительно приносит серьезный ущерб охотничье-промысловой фауне.

Сопоставляя видовой состав добычи филина на восточном Памире и в Копет-Даге (табл. 1 и 3), не трудно установить, что он уничтожает преимущественно массовые, легко доступные виды, обитающие главным образом в условиях открытого ландшафта. Если на восточном Памире таким видом является приуроченный к пологим склонам и днищам долин заяц-толай, то в Копет-Даге наиболее многочисленным и легко доступным видом оказывается общественная полевка. Таким образом, хозяйственное значение основных объектов питания филина определит также и возможность предварительной оценки результатов охотничьей деятельности этого хищника для человеческого хозяйства. Такой прогноз должен исходить из состава, относительной численности и стационарного распределения наиболее вероятных основных видов его добычи в том или ином районе.

Наряду с тем, что среди объектов питания филина могут и не встречаться некоторые характерные для района его обитания животные, иногда среди костных остатков из погадок можно обнаружить таковые

очень редких видов, которые благодаря скрытному ночному образу жизни и относительно небольшой численности почти не попадают в руки исследователя. Достаточно сказать, что из двух известных в настоящее время экземпляров мышевидной сони один обнаружен в погадках филина. Нам также удалось обнаружить две нижние челюстные половинки этого исключительно редкого зверька. От нижних челюстей лесной сони они отличаются несколько меньшими размерами и наличием только двух, а не трех гнезд для корней в альвеолах коренных зубов.

Не меньший интерес представляют найденные нами в погадках филина с оз. Ран-Куль две нижние челюсти полевок, определенные Б. С. Виноградовым как принадлежащие желтой пеструшке. Об обитании этого вида на Памире до настоящего времени не было известно, хотя из соседних высокогорных районов Центральной Азии описана в качестве самостоятельного вида крупная форма Lagurus przewalskii Büchn. Обе челюстные половинки с Ран-Куля принадлежат небольшой форме (длина зубного ряда 5,8 мм), но более крупной, чем, видимо, полностью исчезнувшая с территории СССР Lagurus luteus Eversm. Памирская находка, с одной стороны, расширяет первоначальный ареал этого вида, а с другой — подтверждает соображения об общеклиматических причинах его сокращения, начавшегося еще на границе с голоценом.

Таким образом, изучение материалов по питанию филина в горных районах Средней Азии в таких крайних условиях, как высокогорные, в значительной мере опустыненные ландшафты восточного Памира и, с другой стороны, остепненные, отлогие склоны хребтов Копет-Дага с редкими деревьями и кустарниками по склонам ущелий, показало, что основное направление его пищевой выборочности отличается теми же особенностями, что были отмечены для этого вида на русской равнине и на Кавказе.

Филин охотится, в основном, среди открытых биотопов, выбирая наиболее массовую и легко доступную добычу, имеющую в настоящее время достаточно высокую численность, предпочитая крупные, а из мелких — колониально живущие виды животных, общий характер суточной активности которых совпадает с таковой филина. Основу питания, как правило, составляют млекопитающие, однако в ряде случаев филин может переходить и на представителей других классов животных.

Указанные особенности дают возможность прогноза хозяйственного значения филина в условиях различных ландшафтных зон, а также в случае изменения условий существования при создании искусственных оросительных систем. Вместе с тем это позволит конкретнее подойти к оценке роли филина в связи с колебаниями численности вредных и полезных видов млекопитающих и птиц.

Дальнейшее изучение питания филина, этого наиболее крупного и широко распространенного, а потому одного из наиболее важных в хозяйственном отношении вида сов, следует вести в направлении выяснения особенностей его пищевого режима в различные сезоны года и возможности переключения на другие виды добычи при недостатке основного корма. Необходимо также уделить особое внимание сбору материала по питанию филина в равнинных условиях Средней Азии и лесной зоне.

### Литература

Громов И. М. и Парфенова Н. М., 1950. Новые материалы по питанию филина в полупустынях северного Прикаспия, Зоол. журн., XXIX, вып. 5.

Дементьев Г. П., 1952. Птицы Туркменистана, Изд-во АН Туркменской ССР.

Жарков И. В. и Теплов В. П., 1932. Материалы по питанию хищных птиц Татарской Республики, Работы Волжско-Камской зональной охотн.-промысл. биостанции, вып. 2.

Зарудный Н. А., 1896. Орнитологическая фауна Закаспийского края, Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи, I.

Исаков Ю. А. и Воробьев К. А., 1940. Обзор зимовок и пролета птиц на южном Каспии, Тр. Всесоюзн. орнитол. заповедника Гасан-Кули, вып. 1.
Колосов А. М., 1941. Биология размножения зайца-русака, Зоол. журн., XX, вып. 1.
Кулаева Т. М., 1949. Материалы по экологии филина, Изв. Казанск. фил. АН СССР, сер. биол. и с.-х. наук, № 1.
Миронов Н. П., 1949. К вопросу о питании филина в условиях полупустыни, Природа, № 9.
Наумов С. П., 1947. Экология зайца-беляка, изд. МОИП, М.
Соснихина Т. М., 1948. Польза и вред филина в сельском хозяйстве Армянской ССР. Изв. АН Арм. ССР, I, № 3.
Строганов С. У. и Строганова А. С., 1944. Материалы по биологии зайца-песчаника по наблюдениям в южном Таджикистане, Изв. Тадж. фил. АН СССР, вып. 5.
Теплов В. П., 1948. Материалы по экологии филина в Печоро-Илычском гос. заповеднике, Тр. Печоро-Илычск. гос. заповедника, вып. 4, ч. 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПАЛЬЦЕВ НЕКОТОРЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Р. Г. РАДИЛОВСКАЯ

Отдел сравнительной морфологии Института зоологии
Академии наук УССР

Данное сообщение является частью работы, выполняемой нашим научным коллективом в области сравнительной артрологии млекопитающих.

Вскрытие закономерностей изменений пальцевого аппарата в процессе приспособления млекопитающих к различным условиям среды и нагрузки необходимо для успешного решения основных вопросов частной физиологии конечностей животных.

С этой целью нами было предпринято сравнительноанатомическое и функциональное изучение пальцевых суставов некоторых млекопитающих.

Материалом для нашего исследования послужили скелеты пальцев 52 различных представителей млекопитающих: однопроходных (1), сумчатых (3), насекомоядных (5), неполнозубых (3), грызунов (11), хищных (13), копытных (4), ластоногих (3), приматов (9) из остеологических фондов Института зоологии Академии наук УССР и Зоологического института Академии наук СССР. Кроме того, производилась выборочная препаровка соединительнотканных образований и мышц пальцевого аппарата под контролем бинокулярной лупы.

Наряду с сравнительноанатомическим анализом производилось изучение функции пальцев путем экспериментальных исследований.

На основании полученных данных нами установлено, что суставной рельеф первой фаланги кисти и стопы наиболее разнообразен у различных представителей млекопитающих, причем в большей степени, чем рельеф 2-й и 3-й фаланг, дает основание судить о функции пальцев как органов.

Большим разнообразием отличается также сочленяющийся с первой фалангой дистальный эпифиз метаподия. Форма дистального эпифиза метаподия у исследованных нами животных в большинстве случаев приближается к отрезку шара (куньи, кошачьи, обезьяны) или цилиндра (собака, лошадь), причем на нем у большинства животных располагается продольный суставной (направляющий) гребень. Исключение в этом отношении представляют некоторые односторонне приспособленные животные (крот, ленивец, муравьед, броненосец), дистальный эпифиз метаподия которых весьма своеобразен и резко отличен от такового других млекопитающих.

Среди исследованных животных нами установлены значительные различия в суставном рельефе дистального эпифиза метаподия. Так, суставной гребень головки метаподия наиболее выражен у фалангоходящих, у которых он больше выступает и, почти как правило, имеет бо́льшую протяженность. Менее выражен гребень у представителей пальцеходящих (собака, волк, рысь) и наименее у стопоходящих (барсук, медведь, обезьяна).

Дистальный эпифиз метаподия человека (за исключением первой плюсневой) вовсе лишен гребня. При сравнении величины суставного гребня различных пальцев одного и того же животного отмечается бо́льшая выраженность его на дистальном эпифизе метаподия более загруженных лучей. Направление суставного гребня дистального эпифиза метаподия на средних лучах у большинства многопалых обычно сагиттальное, на крайних же гребень располагается несколько косо. Основным назначением суставного гребня дистального эпифиза метаподия для всех без исключения млекопитающих является его направляющая роль, но, кроме этого, у ряда животных гребень становится в большей или меньшей степени выраженным тормозным приспособлением. Так, например, у фалангоходящих, он, увеличиваясь в своей протяженности, тормозит боковые движения пальцев в момент опирания конечности о землю, что повышает опорное значение пальцев. У животных, имеющих лапы с хватательной функцией, наличие гребня на волярной (плантарной) поверхности головки метаподия обуславливает (вследствие отсутствия боковых движений в флексорной позиции) более прочное удержание захваченного предмета (кошачьи). Наконец, у животных с односторонней функцией конечностей (крот, ленивец) гребень, обладая крючковидной формой, входит в своеобразную петлю, образованную слившимися сесамовидными костями пястно- (плюсно-) фалангового сустава в начале сгибания, образуя оригинальное замковое приспособление. Это приспособление запирает сустав, что имеет большое значение для разгрузки работы мышц у ленивца при висе, а у крота при рытье.

Для дистального эпифиза метаподия человека, вследствие особого развития лишенной опоры верхней конечности и наличия свода на стопе (что обеспечивает опорные свойства конечностей), гребень выражен очень слабо, и то лишь на головке первой плюсневой кости. Закрепление центральных лучей метаподия у человека обеспечивает опору при захватывании [1].

Мыщелки, располагающиеся с боков от указанного сагиттального гребня, развиты несимметрично на дистальном эпифизе метаподия у исследованных нами парнокопытных (свинья, овца, бык, олень), на плюсневых костях тушканчика и на боковых (2-м и 5-м) лучах многопалых (собака, лев, рысь и др.); при этом отмечается различие в степени их взаимного дистального выступания на одном и том же луче. Эти различия в степени выступания мыщелков, по нашим наблюдениям, нарастают от животных стопоходящих к пальце- и особенно фалангоходящим парнокопытным; исключением являются пальцеходящие конечности зайца и кролика, обладающие в этом отношении признаками стопоходящей конечности. Это, повидимому, может быть объяснено значительной подвижностью в запястно-пястном суставе, обеспечивающей рессорные свойства крайних пальцев.

С нарастанием разницы выступания мыщелков и косой направленности суставного гребня дистального эпифиза крайних лучей метаподия многопалых млекопитающих, повидимому, увеличиваются рессорные свойства пальцев.

Суставная впадина проксимального эпифиза первой фаланги наименее углублена у человека. У животных она более углублена и волярно (плантарно) снабжена вырезкой, обуславливающей наличие двух задних выступов, сочленяющихся с сесамовидными костями.

Дистальный эпифиз первой фаланги у исследованных нами млекопитающих (за исключением грудной конечности муравьеда) имеет, почти как правило, форму блока. Однако с переходом от стопо- к пальце-, фалангохождению форма блока приближалась к седлу, что особенно выражено у однопалых. Исключением в этом отношении являются мел-

---

[1] По данным Е. И. Даниловой.

кие формы сумчатых (сумчатая крыса), насекомоядные (кроме крота и выхухоли) и мышевидные грызуны. У этих животных суставная поверхность дистального эпифиза первой фаланги имеет форму поперечно расположенного валика. Суставная поверхность дистального эпифиза первой фаланги их пальцев занимает преимущественно волярное (плантарное) положение.

Вследствие этого, а также в связи с наличием туго натянутых, располагающихся косо (сверху, вниз и назад) направляющих боковых связок, перерасгибание в первом межфаланговом суставе не допускается, что является характерным для всех без исключения исследованных нами млекопитающих. При таком строении сустава второй фаланги он допускает лишь флексорные движения. В момент же разгибания при опоре происходит закрепление сустава конечности, что, повидимому, может увеличить опорное значение пальцев при отталкивании.

Суставной рельеф дистального эпифиза второй фаланги, по нашим данным, в общем сходен с таковым первой фаланги. Однако суставная поверхность дистального эпифиза второй фаланги распространяется сравнительно равномерно, как дорсально, так и волярно.

Отличительным признаком пальцев кошачьих является заметная скрученность дистального эпифиза второй фаланги, что характерно для животных, имеющих втяжные когти.

Такие относительно небольшие отличия в суставном рельефе межфаланговых суставов, по нашим наблюдениям, зависят от силовой нагрузки и массы тела животных.

При проверке подвижности в пястно- (плюсно-) фаланговом и межфаланговых суставах установлено, что размах движения в этих суставах пальцев животных с различным характером опоры неодинаков. Так, от стопо- к пальце-, фалангоходящим размах движений уменьшается, что можно объяснить нарастанием соответствия в указанном направлении взаимно сочетанных суставных поверхностей и более развитым связочным аппаратом (жвачные, лошадь).

У животных с узко специализированными конечностями (роющие) обычно отмечаются хорошо выраженные тормозные приспособления пальцев, которые имеют либо форму уплощенных суставных поверхностей, либо форму встречной скошенности блоков.

В первом случае мы наблюдали или уплощение всей суставной поверхности в пястно- (плюсно-) фаланговом суставе (ехидны) или же уплощение только дорсальных отделов в суставной поверхности. Это имеет место в пястно-фаланговом суставе четвертого и пятого пальцев броненосца и в первом межфаланговом суставе грудных конечностей муравьеда. Встречная скошенность блока характерна для первого межфалангового сустава ехидны. Своеобразное замковое приспособление первой фаланги наблюдалось нами также у ленивца.

Производя измерение длины пальцев и отдельных его фаланг по отношению к длине всего луча у различных представителей стопо-, пальце-, фалангоходящих, мы отметили, что в зависимости от характера опоры эти отношения меняются. Так, наибольшая длина пальца у представителей стопоходящих — 52—60% (обезьяна, барсук, медведь); у пальцеходящих отмечается некоторое сравнительное укорочение пальцев — 43—47% (лисица, кошка, собака) и еще большее укорочение у фалангоходящих — 35—42% (жвачные, лошадь).

В зависимости от характера опоры и иных функций конечности наблюдаются некоторые особенности в устройстве и расположении связок пальцевых суставов. Так, от стопо- к пальце-, фалангохождению происходит усиление и усложнение связочного аппарата, заключающееся в утолщении связок, в появлении, наряду с длинными, более коротких с косым направлением волокон. Кроме того, при переходе к пальце-, фалангохождению происходит обособление и усложнение связок сесамо-

видных костей первой фаланги. Заслуживает внимания, что у всех исследованных животных боковые связки первого межфалангового сустава состоят из туго натянутых, косо располагающихся волокон, не допускающих переразгибания в первом межфаланговом суставе.

Наряду с общими особенностями, характеризующими связки пальцев больших групп животных, имеются отличительные черты, свойственные более мелким функциональным группам животных, например усилены волярные связки у роющих (крот), веерообразно расположены и напряжены волокна у прыгающих (заяц, кролик). Длинными, не туго натянутыми, располагающимися в вертикальном направлении связками пальцев характеризуются конечности мелких мышевидных грызунов и ежа.

Подобно связкам, мускулатура пальцев у исследованных нами млекопитающих отличается своим устройством в зависимости от характера опоры и прочих рабочих движений пальцев. Особенно сильно отразилось различие в функции конечностей на развитии коротких мышц пальцев (червеобразные, межкостные).

У стопоходящих особое значение имеет пальцевой аппарат, о чем свидетельствует более мощное развитие (по сравнению с пальце-, фалангоходящими) коротких мышц пальцев.

Высшего совершенства по разнообразию и ловкости движений достигают пальцы конечностей человека (особенно верхней конечности). С этой особенностью конечностей человека связано наиболее мощное развитие коротких (червеобразные, межкостные, группа мышц первого и пятого пальцев) мышц пальцев. При этом наблюдается не только хорошая выраженность мышечных брюшек межкостных мышц, но и дифференцирование их на дорсальные и волярные. Подобное расположение межкостных мышц имеет место на пальцах грудных конечностей обезьяны. Другие исследованные нами млекопитающие характеризуются наличием лишь волярных межкостных мышц.

В процессе перехода от стопо- к пальце-, фалангохождению прежде всего значительно отстают в своем развитии червеобразные, а затем межкостные мышцы. Особенно значительной редукции достигают указанные мышцы у жвачных и лошади. С переходом от стопо- к пальце-, фалангохождению небольшие изменения происходят также в длинных сгибателях пальцев. Эти изменения заключаются в увеличении мышечной массы (так же как и сухожилия) поверхностного сгибателя пальцев по отношению к глубокому. В результате этого значительно меньший по массе (весу) поверхностный сгибатель пальцев стопоходящих у пальце- и особенно фалангоходящих достигает такой же массы (веса), как и глубокий пальцевый сгибатель.

Кроме того, следует отметить и частные изменения в мышцах, зависящие от среды обитания животных и основной функции их конечностей. Так, у роющих (грудная конечность крота) наблюдается в области кисти полное исчезновение мышечных элементов и замена их сухожилиями. У плавающих (тюлень) также происходит значительная редукция коротких сгибателей пальцев. В результате этого червеобразные мышцы представлены лишь в виде одного, слабо выраженного мышечного брюшка, идущего к первому пальцу. Межкостные мышцы у тюленя — в виде трех слабо выраженных брюшек на грудных конечностях и совершенно исчезают на тазовых. Такие изменения в строении мышц грудной конечности крота и тазовой тюленя превращают их кисть и стопу в эластичную «лопату», способную несколько расширяться и суживаться благодаря своеобразному (сдвинутому к срединной кисти) расположению сухожилий общего пальцевого разгибателя на всех (кроме третьего) лучах. Указанное выше расположение сухожилий общего пальцевого разгибателя наблюдается также и у животных со слабо закрепленными в запястно-пястном суставе лучами (кролик, еж, морская свинка). Кроме того, характерной особенностью коротких мышц кисти и стопы кролика

является относительно слабое развитие приводящих мышц второго и пятого пальцев. Этим, до некоторой степени, можно объяснить более или менее симметричное расположение мыщелков дистального эпифиза метаподия крайних лучей. Глубокий сгибатель пальцев у кролика отдает дополнительную сухожильную головку, прикрепляющуюся основной массой волокон к дистальному эпифизу второй фаланги и частично к сесамовидной кости третьей фаланги. Повидимому, наличие дополнительной сухожильной головки глубокого сгибателя пальцев компенсирует пониженные, вследствие отсутствия мякишей у кролика, рессорные свойства конечностей.

Наряду с сравнительноанатомическим изучением суставов пальцев проведено экспериментальное исследование. С этой целью у 10 щенят двухнедельного возраста был изменен характер опоры конечностей путем ампутации пальцев (с сохранением пястного, плюсневого мякиша) на уровне верхней трети пястных (плюсневых) костей. Заживление операционных ран у всех подопытных собак прошло по первому натяжению, в результате чего на 6—7-й день было отмечено полное восстановление функции оперированных конечностей.

Ампутация пальцев производилась в вариантах, показанных в таблице.

| № собак | Число собак | Ампутированные лучи | На каких конечностях | Срок жизни подопытных собак в месяцах |
|---|---|---|---|---|
| 1,2 | 2 | 1, 2, 5-й на грудной конечности | На четырех | № 1—8 |
| | | 2, 5-й на тазовой „ | | № 2—15 |
| 3,4 | 2 | 1, 2, 5-й на грудной „ | Правая грудная | № 3—16 |
| | | 2, 5-й на тазовой „ | „ тазовая | № 4—15 |
| 5,6 | 2 | 3-й и 4-й | На четырех | № 5—8 |
| | | | | № 6—7 |
| 7,8 | 2 | 3-й и 4-й | Правая грудная | № 7—12 |
| | | | „ тазовая | № 8—15 |
| 9 | 1 | Все лучи | „ грудная | № 9—15 |
| 10 | 1 | „ „ | „ тазовая | № 10—15 |
| 11 | | Контрольная собака | | |

По окончании эксперимента мышцы пальцев подопытных собак были отпрепарированы под контролем бинокулярной лупы.

Данные нашего эксперимента показали, что в процессе приспособления организма к измененной функции скелетная мускулатура, как наиболее активная система, особенно энергично перестраивается. Особенно резкие изменения оказались в коротких мышцах и в длинных разгибателях пальцев. Так, при ампутации крайних (2-го и 5-го) лучей межкостные и приводящие мышцы второго и пятого пальцев, соответствующие ампутированным лучам, своими дистальными концами перемещаются в процессе последующего развития на оставшиеся (средние) лучи. Такое приспособительное перемещение дистальных концов мышц приводит к смене функций последних — из приводящих и сгибателей они становятся отводящими. Это компенсирует пониженные (при ампутации крайних лучей) рессорные свойства конечности и расширяет площадь опоры.

Сухожилия длинных разгибателей пальцев, соответствующие ампутированным (2-му и 5-му) лучам, удлиняются и своими дистальными концами, вплетаясь в сухожилия оставшихся лучей, усиливают боковые участки этих сухожилий, вследствие чего при разгибании пальцев происходит их разведение.

Подобной перестройки мы не наблюдали в длинных сгибателях пальцев ампутированных лучей — их сухожилия истончаются, прорастая жиром и соединительной тканью.

При ампутации средних (3-го и 4-го) лучей ограничение опорных свойств конечности компенсируется также перемещением дистальных

концов соответствующих межкостных мышц на оставшиеся крайние лучи; при этом происходит смена функций межкостных мышц в другом направлении, а именно: из сгибателей они становятся приводящими, способствуя уменьшению площади опоры.

Сухожилия длинных разгибателей пальцев, соответствующие ампутированным (3-му и 4-му) лучам, своими дистальными концами вплетаясь в сухожилия оставшихся (2-го и 5-го) лучей, усиливают внутренние (ближе к срединной конечности) участки этих сухожилий, поэтому при разгибании пальцев происходит их сведение. Что касается длинных сгибателей пальцев, то они ведут себя так же, как и в первом случае (при ампутации крайних лучей).

Измененная функция мышц впоследствии вызывает перестройку суставного рельефа, а именно: при ампутации крайних лучей несколько увеличивается различие в степени дистального взаимного выступания мыщелков на каждой (3-й и 4-й) из средних пястных (плюсневых) костей. При ампутации средних лучей в некоторой степени стирается различие в дистальном взаимном выступании мыщелков на каждой из (2-й и 5-й) крайних пястных (плюсневых) костей.

Данные экспериментального исследования показывают, насколько велики адаптационные способности мышц и скелета пальцевого аппарата.

Итак, в процессе приспособительных преобразований пальцев имеют значение в основном опорно-локомоторная и иные функции конечностей [2].

При анализе первого фактора можно отметить, что для пальцев стопоходящих характерно более симметричное расположение мыщелков дистальных эпифизов крайних (2-го и 5-го) лучей. У пальце- и особенно фалангоходящих (кроме однопалых) наблюдается асимметрия во взаимном расположении мыщелков на крайних лучах, что является одним из видов рессорного приспособления. Исключением являются пальцеходящие конечности зайца и кролика, обладающие в этом отношении признаками стопоходящей конечности. Это, повидимому, можно объяснить большой подвижностью в запястно-пястном суставе, обеспечивающей рессорные свойства крайних лучей. Наряду с указанным опорно-локомоторным фактором, оказывающим влияние на расположение мыщелков дистального эпифиза метаподия, имеет значение и другой важный фактор — основная функция конечностей.

Этот функциональный фактор конечностей находит свое отражение на суставном рельефе головки метаподия, а именно: у животных со слабо выраженной хватательной функцией конечностей (в виде цепляния за почву), что свойственно опорно-локомоторным конечностям, форма головки дистального эпифиза метаподия приближается к цилиндру; при этом больше выражен направляющий (тормозящий боковые движения) суставной гребень (псовые, копытные). В другом случае, когда этот род движения (хватательная функция) приобретает большое значение, форма головки дистального эпифиза метаподия приближается к отрезку шара, с меньшей выраженностью суставного направляющего гребня.

Между этими крайними степенями развития функции хватания существуют промежуточные градации, формирующие эллипсоидную головку дистального эпифиза метаподия.

Надо думать, что при формировании суставного рельефа пальцев имеют значение и другие рабочие движения конечностей, что вызывает появление новых признаков в суставном рельефе. Так, например, особенностью роющей конечности крота и плавающей — выхухоли является образование сагиттального желоба на дистальном эпифизе пястных (плюсневых) костей. Полифункциональные конечности обезьян характеризуются слабо выраженным или полным отсутствием суставного гребня дистального эпифиза метаподия.

---

[2] С преобладанием хватательной функции.

Кроме указанных факторов, изменяющих морфологическое строение в основном сустава первой фаланги, нами отмечено изменение суставного рельефа под влиянием силовой нагрузки и массы тела. Эти изменения, по нашим наблюдениям, происходят в основном в межфаланговых суставах. Они сводятся к следующему: при небольшой силовой нагрузке и небольшой массе тела дистальный эпифиз первой и второй фаланг имеют форму валика (мышевидные грызуны). С увеличением силовой нагрузки и массы тела на валикообразном дистальном эпифизе первой и второй фаланг появляется желоб; последний тем более выражен, чем больше силовая нагрузка и масса тела (заяц), что превращает валикообразный дистальный эпифиз первой и второй фаланг в блок.

В заключение мы считаем возможным дать следующую характеристику изменений пальцевого аппарата в связи с различным характером опорно-локомоторной и прочих функций конечностей.

1. Степень нарастания отличий в суставном рельефе пальцев в процессе эволюции конечностей от стопо- к пальцехождению увеличивается снизу вверх. Наиболее общими признаками обладает сустав третьей фаланги; наиболее дифференцирован сустав первой фаланги.

2. По характеру взаимного расположения мыщелков дистальных эпифизов крайних (2-й и 5-й) пястных (плюсневых) костей можно судить о характере опоры кисти и стопы. От стопо- к пальцеходящим млекопитающим заметно нарастает асимметрия дистального выступания мыщелков на нижнем эпифизе метаподия.

3. Среди исследованных хищных можно определить только по форме головки дистальных эпифизов метаподия принадлежность животных к кошачьим или псовым, а именно: у кошачьих головка по форме приближается к отрезку шара (более разнообразные движения), у псовых она цилиндрической формы (направленные опорно-локомоторные движения). Отличительным признаком пальцев кошачьих является также заметная скрученность дистального эпифиза их второй фаланги.

4. Исследованных нами четвероногих млекопитающих по форме, длине и степени выступания суставного (направляющего, фиксирующего и тормозящего) гребня дистальных эпифизов пястных (плюсневых) костей можно разделить на четыре группы: а) животные, гребень дистальных эпифизов метаподия которых имеет большую протяженность (распространяется по всей поверхности блока),— фалангоходящие; б) животные с хорошо выраженным гребнем, располагающимся волярно (пальцеходящие); в) животные с наиболее толстым (в некоторых случаях очень коротким — обезьяны) гребнем, но не резко выступающим над поверхностью блока; г) животные, у которых гребень имеет резко выступающий волярно шип (на пястных и плюсневых костях ленивца, на пястных крота и на первых трех плюсневых выхухоли).

5. Особое место в указанном отношении занимает метаподий человека, дистальный эпифиз которого вовсе лишен гребня, кроме первой плюсневой кости, что, повидимому, можно объяснить особым развитием лишенной опоры верхней конечности и наличием свода на стопе, обеспечивающего опорные свойства нижних конечностей.

Указанные группы характеризуются разным устройством связок, а также различной выраженностью коротких и длинных мышц пальцев.

6. У пальцеходящих средние пальцы всегда играют основную опорную роль. Что касается боковых пальцев, то они менее загружены и принимают на себя установочную роль, обеспечивая направленное разнообразие движений кисти (стопы) и рессорные свойства пальцев.

7. Размах движений в пястно-(плюсно-) фаланговом суставе животных с различным характером опоры неодинаков: от стопо- к пальце-, фалангоходящим размах движений уменьшается.

8. Исследованных млекопитающих можно разделить по форме дистальных эпифизов первой и второй фаланг пальцев их кисти и стопы

в основном на две группы: а) животных с дистальным эпифизом первой и второй фаланг в виде валика (мышевидные грызуны, еж, землеройка и сумчатая крыса) и б) животных с дистальным эпифизом первой и второй фаланг в виде блока (все исследованные млекопитающие, за исключением мышевидных грызунов, ежа, землеройки и сумчатой крысы).

Суставная поверхность дистального эпифиза первой фаланги занимает преимущественно волярное (плантарное) положение.

9. В перестройке пальцев узко приспособленных форм млекопитающих особое место занимают тормозные и замковые приспособления в пальцевых суставах.

10. На основании различий в функции пальцев как органов исследованных нами млекопитающих следует разделить на шесть групп:

Первая группа — животные, пальцы которых анатомически и функционально не обособлены как органы. Кисть и стопа данной группы весьма эластичны, за счет большой подвижности метаподия. Все движения пальцев в большей или меньшей степени сопряжены с движениями метаподия (насекомоядные, грызуны).

Ко второй группе относятся животные, пальцы которых, функционируя как опорно-локомоторный орган, приобретают известную самостоятельность по отношению к метаподию, причем такие пальцы обладают более или менее выраженной хватательной функцией (псовые, кошачьи). У животных, у которых происходит относительное закрепление метаподия, в большей мере выражены флексорно-экстензорные движения. У данной группы животных отмечается более или менее выраженная смещенность головок пястных (плюсневых) костей крайних опорных лучей.

Третья группа — животные, у которых палец развивается только как опорно-локомоторный орган,— метаподий полностью закрепляется, объем флексорно-экстензорных движений в суставах пальцев значительно уменьшается. Это уменьшение сочетается с появлением боковых движений (вследствие седловидности) в межфаланговых суставах (однопалые).

К четвертой группе относятся животные, пальцы которых развиваются как хватательные органы путем притягивания (древесные обезьяны).

К пятой группе относится человек, у которого происходит развитие пальцев как органов труда и закрепление центральных лучей метаподия создает опору при захватывании [9].

Шестая группа — животные со специализированными конечностями (нарастание тормозных и замковых приспособлений в пальцевых суставах).

11. Данные экспериментального исследования показывают, насколько велики адаптационные способности мышц и скелета пальцевого аппарата.

## Литература


Воробьев В. П., [illegible]. Анатомия человека, т. 1.

[illegible] Л. К. и [illegible] Е. П., 1934. Влияние изменений статики на развитие мышц и скелета. Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, т. XVII, XVIII, Л.

Касьяненко В. Г., 1947. Аппарат движения и опоры лошади (функциональный анализ), Киев — 1950. К сравнительной анатомии и функции стопы млекопитающих. Тр. Ин-та зоологии, т. III.— 1951. Функциональный анализ суставов тазовой конечности некоторых млекопитающих. Тр. отд. ср. морфологии Ин-та зоологии АН УССР, Киев.

Климов А. Ф., 1950. Анатомия домашних животных, т. I, М.

Лесгафт П. Ф., [illegible]. Руководство по анатомии человека.

Манзий С. Ф., 1951. Функциональный анализ запястья свиньи, Тр. отд. ср. морфологии Ин-та зоологии АН УССР, Киев.


---

[9] По данным Е. И. Даниловой.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# ВЛИЯНИЕ ТРАВОПОЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ЗЕМЛЕДЕЛИЯ НА ЧИСЛЕННОСТЬ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

Н. А. РАШКЕВИЧ

Кафедра зоологии позвоночных Ростовского государственного университета

Освоение травопольной системы земледелия на территории юго-востока СССР создало новые условия для жизни зверей и птиц. Советские зоологи должны проводить и проводят большую работу по изучению влияния всех этих мероприятий на степную фауну. Появился ряд исследований, в которых освещается вопрос об общем влиянии травопольной системы земледелия, особенно отдельных элементов агротехники, на численность мелких грызунов. Примером могут служить работы Лисецкого и Хаскина (1952), Абеленцева (1951), Тауриньша и Думпе (1950), Полякова (1936, 1940, 1940 а, 1949, 1950) и др.

Зачастую подобные исследования охватывают большие территории, не учитывая отдельные детали, которые могут играть определяющую роль в изменении численности грызунов на данном поле севооборота. Для мышевидных грызунов имеет большое значение, произрастает на поле озимая или яровая пшеница, производится посев по зяби или нет, проведено ли лущение стерни после уборки или нет, засевается ли озимая по чистым парам или предшественником является эта же культура. Во всех этих случаях численность мелких грызунов на сходных по высеваемым культурам, но отличных по агротехнике полях будет различна.

В течение четырех лет — с 1949 по 1952 г.— мы изучали влияние травопольной системы земледелия на численность мышевидных грызунов на примере одного конкретного передового хозяйства — колхоза им. Сталина Сальского района Ростовской области, в котором с 1937 г. введен и полностью освоен комплекс Докучаева — Костычева — Вильямса. Одновременно для сравнения мы проводили параллельные наблюдения, применяя одинаковую методику, в соседнем колхозе «Хлебороб», в котором травопольная система земледелия впервые введена в 1949 г. и еще полностью не освоена.

Контрольные обловы проводились в соседних с этими колхозами хозяйствах: Целинском зерносовхозе, зерносовхозе «Гигант», колхозе «Волна революции» и некоторых других хозяйствах Сальского района. Стационарные наблюдения проводились ежегодно с апреля по июнь. В другие месяцы совершались кратковременные выезды на 5—10 дней. За время работы мы выставили 71 816 ловушек и добыли 5741 грызуна. Из них в колхозе им. Сталина было выставлено 49 190 ловушек и добыто 3438 грызунов, в колхозе «Хлебороб» — 23 926 ловушек и добыто 1968 грызунов. Ежедневно использовалось от 200 до 300 ловушек. При каждом облове выставлялось не менее 100 ловушек. На землях обоих колхозов вылов происходил почти одновременно. Помимо этого мы проводили сравнительные подсчеты нор на контрольных площадках. Каждый выловленный зверек подвергался обычной зоологической регистрации и вскрытию.

В сборе материалов участвовали студенты Ф. Мальцева и Л. Прокошина. Приношу им свою благодарность за помощь.

Поля колхоза им. Сталина расположены в засушливой юго-восточной части Ростовской области, на границе Сальского и Целинского районов в 30 км от гор. Сальска. С этим колхозом граничат земли колхоза «Хлебороб».

Массив колхоза им. Сталина простирается почти правильным прямоугольником с севера на юг с земельной площадью 5842 га. В колхозе имеется три полевых двенадцатипольных севооборота, три восьмипольных и один шестипольный кормовые севообороты. Полевые севообороты имеют следующее чередование культур: 1) пар, 2) озимая пшеница, 3) яровая пшеница с подсевом многолетних трав, 4) многолетние травы, 5) многолетние травы, 6) яровая пшеница, 7) озимая пшеница, 8) пропашные, 9) яровые колосовые, 10) пар, 11) озимая пшеница, 12) озимая пшеница.

В качестве примера приведем чередование культур в восьмипольном кормовом севообороте для коневодческой фермы, нагульного рогатого скота и молодняка: 1) ячмень с подсевом многолетних трав, 2—3) многолетние травы на зеленый корм, 4—5) многолетние травы на выпас, 6) яровая пшеница, 7) однолетние травы на зеленый корм и силосные культуры, 8) однолетние травы на выпас.

Все полевые работы проводятся в необходимые агротехнические сроки и на 98% механизированы. Полезащитные лесные полосы в 1950 г. занимали 327 га, или 5,6% всей площади. Из них 207 га — посадки от 5- до 22-летнего возраста и 120 га — до 5-летнего возраста. Зрелые лесополосы расположены в направлении с севера на юг шестью лентами, длиной в 10 км каждая, на расстоянии 1 км друг от друга. Молодые дополнительные полосы находятся в промежутках между ними. Кроме этого, каждое поле севооборота ограничивается лесополосами с севера и юга. Крайние лесополосы (восточная и западная) имеют ширину 30 м, срединные — 20 м. В крайних рядах каждой лесополосы размещается кустарник. Вторые ряды состоят из плодовых деревьев в сочетании с кустарниками. Молодые лесополосы, до 5-летнего возраста, регулярно пропалываются, поэтому на большей части их нет сорной растительности. В зрелых лесопосадках некоторые участки захламлены и сильно заросли (например, лесополоса № 6). Лесополосы № 1 и № 6 до прочистки их в 1952 г. имели довольно плотную конструкцию. Лесополосы составлены главными древесными породами: белой акацией, гледичией, пенсильванским ясенем, кленами полевым и ясенелистным, дубом черешчатым и сопутствующими: абрикосом, яблоней, алычой; кустарниковыми: лохом, скумпией, акацией желтой, аморфой, бирючиной.

Площадь земель колхоза «Хлебороб» составляет 1656 га. Лесные полосы 10—15-летнего возраста занимают 12 га. Они располагаются тремя прерывистыми лентами в направлении с севера на юг, на расстоянии 1 км одна от другой. Древесно-кустарниковые породы приняты такие же, как в колхозе им. Сталина. Однако отдельные участки лесополос на 80% состоят из абрикоса, который зимой 1950/1951 г. почти весь вымерз, и сейчас его вырубают. Поэтому расстояние между деревьями зачастую достигает 3—5 м. Почва внутри лесонасаждений задернена. Посещающий лесополосы скот объедает и ломает деревья и без того редких лесополос. До укрупнения колхоза осенью 1951 г. имелись один кормовой восьмипольный и один десятипольный севообороты. Чередование культур в полевом севообороте весной этого года было следующее: 1) озимая пшеница, 2) чистый пар, 3) пропашные, 4) люцерна, 5) ячмень, 6) ячмень; 7) озимые, 8) люцерна, 9) озимая пшеница, 10) озимая пшеница. Все полевые работы механизированы на 71% (данные 1951 г.). Культура земледелия в этом колхозе стоит относительно ниже, чем в колхозе им. Сталина. Почвы исследуемого района относятся к западно-предкавказским тяжелосуглинистым черноземам. Содержание гумуса в них колеблется в пределах 5—6%. Процентное содержание гумуса с глубиной падает, однако, даже на глубине до 2 м он еще имеется и составляет до 1%.

Климатические условия для земледелия неблагоприятны. Они характеризуются недостатком влаги во время вегетации растений, частыми восточными сухими ветрами, иногда со скоростью до 20—25 м в секунду, летним зноем до 40°, незначительным и непостоянным снеговым покровом, зимними морозами до —30—35°.

## Размещение и численность грызунов

Распашка полей и посев различных сельскохозяйственных культур приводят к мозаичному распределению грызунов на культурных землях. При строгом проведении всей травопольной системы земледелия, при быстрой и тщательной уборке урожая численность грызунов на полях севооборотов всегда будет низка. Малейшее нарушение агротехники приводит к увеличению количества грызунов. Подтверждение сказанного мы видим при сравнении числа этих зверьков на сходных полях севооборотов в колхозе «Хлебороб» и в передовом колхозе им. Сталина. Из рис. 1 видно, что только в лесополосах колхоза им. Сталина грызунов несколько больше, чем в колхозе «Хлебороб». Густые лесонасаждения первого колхоза привлекают зверьков больше, чем редкие лесополосы колхоза «Хлебороб», в которых защитные условия мало чем отличаются от расположенных по соседству полей, но кормовые условия хуже. На полях пропашных культур, по сравнению с другими стациями, число грызунов наименьшее. На каждом поле имеются свои специфические экологические

условия и численные соотношения грызунов, которые обусловливаются характером агротехники и видом произрастающей культуры. При частой распашке полевки, строящие неглубокие норы, гибнут в большем количестве, чем домовые мыши и серые хомячки. Кроме того, последние могут использовать более разнообразный корм (в виде семян, насекомых, зеленых частей растений), чем полевки, которые питаются почти исключительно зеленым, богатым влагой кормом. Все это обеспечивает численное превосходство на полевых стациях домовых мышей и серых хомячков. Полевки (степная пеструшка и обыкновенная полевка) встречаются преимущественно на полях озимой пшеницы или на многолетних посевах трав, где сочный корм можно найти в течение большей части года и где пахота проводится реже, чем на других полях.

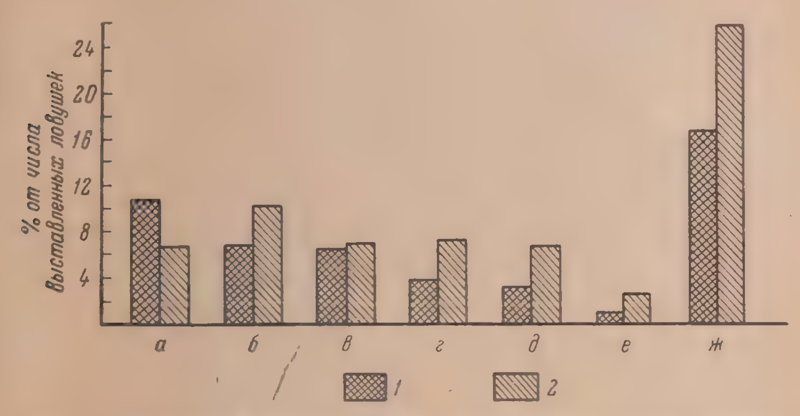



Рис. 1. Численность мышевидных грызунов на разных стациях суммарно за 1949—1952 гг.

*а* — лесополоса, *б* — озимая пшеница, *в* — люцерна, *г* — яровые, *д* — стерня, *е* — пропашные, *ж* — стога; *1* — колхоз им. Сталина, *2* — колхоз «Хлебороб»

Многочисленные лесные полосы в колхозе им. Сталина используются главным образом лесными мышами и, в меньшей степени, серыми хомячками и домовыми мышами (табл. 1).

Таблица 1

**Распределение грызунов по основным стациям в колхозе им. Сталина в 1949—1952 гг.**

(Число учтенных особей вида в процентах к общему числу зверьков, отловленных в данной стации)

| Виды грызунов | Стации | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | лесополосы | озимая пшеница | яровые зерновые | люцерна | пропашные | стога | стерня |
| Домовая мышь . . . . . . . . . . . | 22,6 | 58,5 | 51,8 | 41,9 | 72 | 84,8 | 61,9 |
| Серый хомячок . . . . . . . . . . | 29,5 | 24,7 | 46,7 | 37,1 | 25 | 2,4 | 38,1 |
| Лесная мышь . . . . . . . . . . . | 46,6 | 5,7 | 0,75 | 4,8 | Нет | 6,4 | Нет |
| Степная пеструшка . . . . . . . . | Нет | 10,2 | 0,75 | 11,4 | „ | 0,8 | „ |
| Обыкновенная полевка . . . . . . | „ | Нет | Нет | 1,6 | „ | 5,6 | „ |
| Другие виды грызунов . . . . . . | 1,3 | 0,9 | „ | 3,2 | „ | Нет | „ |
| Итого . . . . . . . | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |

Рассмотрим причины, определяющие размещение и численность грызунов на каждой стации.

Лесополосы. В лесополосах, особенно захламленных, колебания температуры в течение суток значительно меньше, чем на соседних полях (Бодров, 1936; Высоцкий, 1938; Матякин, 1936). Здесь также повышена влажность воздуха. Такой микроклимат благоприятен для мелких грызунов, имеющих несовершенную терморегуляцию (Стрельников, 1950). Скорость ветра в развитых лесополосах, по сравнению с полем, падает на 60—85%. Хорошие защитные условия в густых насаждениях уменьшают гибель грызунов от хищников по сравнению с открытыми стациями. Обилие корма (семян, трав, насекомых) обеспечивает питание семеноядных лесных и домовых мышей и всеядных серых хомячков.

Вот те общие экологические условия, которые обусловливают более высокую численность мышевидных грызунов в лесополосах по сравнению с другими стациями. Однако анализ наших данных показывает, что количество грызунов (при одинаковом породном составе и конструкции насаждений) зависит от возраста лесополос, чистоты их, наличия задерненной опушки. Молодые чистые лесополосы до 5-летнего возраста почти не заселяются мышевидными грызунами. Данные обловов таких лесополос, расположенных на границах паров или пропашных культур, показали, что грызунов здесь практически нет. Если же по соседству с молодой лесополосой находятся поля с грызунами (посевы зерновых), то процент попадания не превышает 2,2. В этом случае было ясно, что это — забегающие с поля зверьки, так как наиболее добычливыми были ловушки, установленные по краям насаждений. В слабо продуваемых, заросших лесополосах, особенно если они не очищаются от приносимого сюда ветром бурьяна, наблюдается более высокая численность зверьков. В колхозе им. Сталина наибольшее число грызунов добывалось в захламленных лесополосах (№ 1 и № 6), наименьшее количество — в чистых (№ 3 и № 4), хотя породный состав и конструкция всех лесополос почти одинаковые (табл. 2).

Таблица 2

**Численность грызунов в лесонасаждениях колхоза им. Сталина в 1949—1951 гг.**

(В процентах попадаемости)

| № лесополосы | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Число ловушек | 2902 | 1560 | 1923 | 910 | 1830 | 2932 |
| Процент попадания | 12,8 | 7,1 | 5,2 | 3,8 | 7,2 | 13,7 |

В 1952 г. число грызунов в лесополосах колхоза им. Сталина резко сократилось (особенно в № 1, 5, 6), что нужно объяснить очисткой их от сушняка и бурьяна прореживанием. Общий процент попадания грызунов в лесополосе № 6 за 1952 г. был равен 4,5, что не намного превышает таковой в других зрелых лесополосах (3,8%).

В колхозе «Хлебороб» наибольшее число грызунов было в захламленной лесополосе № 3 (14% попадания). В других разреженных лесополосах этого колхоза средний процент попадания равняется 2,3. Лесополосы в условиях культурного ландшафта выполняют роль стаций переживания. Особенно хорошо заметна эта роль в момент полевых работ. Грызуны с соседних участков поля перебираются в лесополосы и численность их здесь возрастает (рис. 2). Мы видим, что количество грызунов в момент пахоты увеличивается почти в 1,6 раза, во время уборки — в 1,2 раза. В последнем случае меньшую миграционную волну нужно объяснить тем, что часть полевых зверьков укрывается не только в лесо-

полосы, но и в кучи соломы. Увеличение числа грызунов в лесополосах происходит, в основном, за счет домовых мышей. Серые хомячки, из-за их слабой миграционной способности (Феньюк и Шейкина, 1938), в основной своей массе остаются на полях. Через несколько дней, особенно если поля не пролущеваны, численность грызунов приближается к величине, характерной до уборки урожая. Это можно объяснить частичным уходом грызунов на поля или расселением вдоль лесополосы.

Такую же роль стаций переживания играют густо заросшие травой, невспахиваемые приопушечные полосы. В экологическом отношении они подобны межам, какие существовали раньше по границам единоличных полей. С началом полевых работ зверьки населяют эти места. Миграция грызунов, особенно степных пеструшек, на опушки лесополос была хорошо заметна в сентябре 1949 г. при подъеме зяби на полях. После окончания осенней распашки полей эти зверьки некоторое время оставались на окраинах лесополос, пока на озимых полях не появились молодые всходы. В тех участках лесополос, которые граничили с паром или зябью, пеструшки остались на зиму. Зимой, скрываясь под большими массами снега, скопляющегося на опушках, степные пеструшки в меньшем количестве гибнут от неблагоприятных зимних климатических условий и от хищных зверей, чем на полях, где снега значительно меньше. Весной, при таянии снега на опушках, полевки, спасаясь от талой воды, временно выселяются недалеко на свободные от снега соседние участки поля, чтобы затем, при просыхании опушек, снова заселить их. В отдельные годы (например, в зиму 1951/52 г.), когда снега выпадало очень мало, таких миграций не происходило. Опушки лесополос являются стациями переживания, главным образом для полевок. В течение 1950—1952 гг. эти зверьки, при почти полном отсутствии на полях, в небольшом количестве встречались при облове опушек.

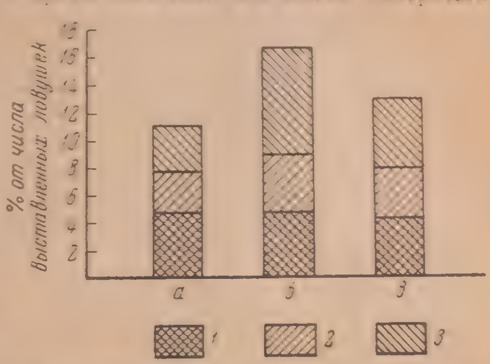


Рис. 2. Изменение численности грызунов в лесополосах при проведении сельскохозяйственных работ на полях

*а* — до начала работ, *б* — при пахоте, *в* — при уборке урожая; 1 — лесная мышь, 2 — серый хомячок, 3 — домовая мышь

О з и м а я  п ш е н и ц а. Из всех полевых культур озимая пшеница наиболее заселена грызунами. Это обеспечивается обилием зернового и зеленого корма почти в течение всего года, хорошим развитием весной маскирующего растительного покрова, что уменьшает гибель зверьков от хищников. Так, например, в мае 1951 г. растения на полях яровой пшеницы имели высоту 15—25 см, в то время как высота озимой пшеницы достигала 80—90 см. При такой высоте растений затененность почвы достигала 70—80%. Это уменьшает высушивание почвы и облегчает условия норения. Резко сокращается скорость ветра. Наши измерения показали, что на высоте 2 м от земли скорость ветра равнялась 9,3 м в секунду, а на расстоянии 10 см от поверхности почвы, среди растений, — 0,8—0,9 м в секунду. На посевах озимой пшеницы хорошо заметно влияние на численность грызунов ближайшей истории данного поля и качества проводимых полевых работ. В колхозе им. Сталина озимой пшенице обычно предшествуют ранние пары, яровая пшеница, озимая пшеница, пропашные культуры. В 1951 г. 43% всей площади этой культуры сеялось по парам, 30% — по яровым культурам, 13% — по пропашным (подсолнечник, фацелия, кукуруза), 14% — по озимой пшенице. Вид предше-

ствующей культуры в дальнейшем влияет на заселенность полей озимой пшеницы мышевидными грызунами (табл. 3).

Таблица 3

**Данные отловов на полях озимой пшеницы в колхозе им. Сталина в 1951 г.**

(В процентах попадаемости)

| | Предшествующая культура | | | |
|---|---|---|---|---|
| | озимая пшеница | яровые зерновые | пар | пропашные |
| Число ловушек . . . . | 1230 | 1200 | 1100 | 1650 |
| Процент попадания . . | 14,7 | 8,2 | 5,4 | 6,1 |

Указанная выше закономерность является одной из причин более высокой численности грызунов на полях озимой пшеницы в колхозе «Хлебороб», где для 50% всей площади озимых посевов предшественником является эта же культура. Не меньшее влияние оказывает предпосевная агротехника. В колхозе им. Сталина вся площадь под озимые посевы запахивается плугами с предплужниками. На парах, идущих осенью под озимые, в течение лета проводится пяти-шестикратная культивация. После уборки урожая на всей площади проводится лущение стерни, поэтому поля не засорены. В противоположность этому, в колхозе «Хлебороб» только 52% площади озимых посевов обрабатывается плугами с предплужниками, культивацию паров проводят три раза, а лущение стерни проводится примерно на четвертой части площади. Поэтому озимые посевы в колхозе «Хлебороб» засорены сильнее и, как следствие этого, больше заселены грызунами.

Люцерна. Иваненко (1938), Поляков (1950) отмечают, что поля многолетних трав приближаются по экологическим условиям к целинным землям. Обилие корма в течение длительного периода, редкая вспашка земли — благоприятны для обитания грызунов, особенно полевок. Мы считаем, что численность грызунов на полях кормовых трав зависит главным образом от засоренности посевов и в меньшей степени от сроков пребывания этой культуры в севообороте. Хотя в колхозе им. Сталина культура трав произрастает в течение 4 лет (на кормовых севооборотах), численность грызунов на этих полях меньше, чем в колхозе «Хлебороб» на 1—2-летних посевах трав. Причиной этого является чистота полей. Поля люцерны в колхозе им. Сталина находятся в образцовом состоянии: они совершенно свободны от сорняков, что обеспечивается весенним боронованием, междурядной культивацией, а на семенных посевах — прополкой рядков вручную. В мае проводят первый укос трав, в результате чего поля на некоторое время, до отрастания новых растений, лишаются растительного покрова и, как следствие этого, увеличивается гибель грызунов от хищников. В колхозе «Хлебороб» вся люцерна идет на выпас скоту, поля не пропалываются, это увеличивает засоренность полей.

Яровые зерновые. Вся площадь под яровые культуры в колхозе им. Сталина запахивается в сентябре-октябре, т. е. в наиболее выгодные агротехнические сроки (Хайруллин, 1950). При глубине пахоты 25—27 см большинство нор грызунов, особенно неглубоких нор полевок, разрушается, а сами грызуны в массе погибают под плугом или колесами машин. Разрушение убежищ, отсутствие растительного покрова приводят к гибели или миграции с этих полей основной части популяции, особенно при неблагоприятных погодных условиях осенью и ранней весной. Обловы таких полей в марте в колхозе им. Сталина давали крайне низкие пока-

затели встречаемости грызунов — не больше 0,4% попадания. В колхозе «Хлебороб» нарушается агротехника посевов яровых культур. Осенью поля, идущие весной следующего года под яровые колосовые, зарастают сорняками, а так как в этом колхозе зяблевую пахоту проводят не на всей площади, да и на вспаханной площади часты огрехи, то это обеспечивает благополучную зимовку для грызунов. Даже после предпосевной пахоты, которая проводится на глубину 23—25 см, грызуны на таких полях более многочисленны, чем на посевах яровых зерновых в колхозе им. Сталина. В дальнейшем это отражается на увеличении их числа в поздневесенний и летний периоды (рис. 3).

В колхозе «Хлебороб» на полях яровых колосовых, которые засевались не по зяби, средний процент попадания грызунов равнялся 12,2. На полях, где агротехника посевов не нарушалась, число зверьков было значительно меньше (4,2%).

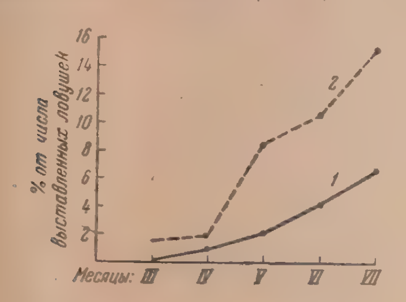



Рис. 3. Изменение плотности населения грызунов на полях яровых зерновых

1 — колхоз им. Сталина, 2 — колхоз «Хлебороб»

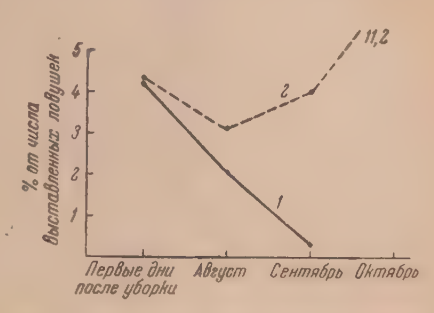



Рис. 4. Изменение плотности населения грызунов на стерне озимой пшеницы

1 — на лущеной стерне, 2 — на нелущеной стерне

Стерня. После уборки урожая на лишенных растительного покрова полях уменьшается число зверьков. Это происходит, во-первых, в результате гибели их от хищников и, во-вторых, в связи с миграцией грызунов под валки соломы, а в дальнейшем — в стога или в лесополосы, если они расположены недалеко.

Быстрая без потерь уборка урожая ограничивает кормовую базу грызунов, а одновременное с уборкой или вскоре после нее лущение стерни (хотя при этом нарушается только верхний слой почвы, на глубину 5—10 см) достаточно для поверхностного разрушения нор, заваливания трещин земли, которые часто используются зверьками как убежища. Отсутствие убежищ (хотя бы временное, пока грызуны не соорудят новых) и маскирующего растительного покрова обусловливает гибель грызунов от хищников. Кроме этого, при лущении стерни запахиваются семена и сорных и культурных злаков, что затрудняет грызунам их отыскание. Очень важным, как указывает Стрельников (1950), нужно считать и то, что у грызунов, лишенных убежищ в жаркий период лета, при отсутствии на полях достаточного количества зеленой растительности нарушается нормальное течение водного обмена. Это приводит к гибели зверьков от перегревания. При обработке результатов обловов на лущеванной стерне отмечается быстрое уменьшение числа зверьков с минимумом численности осенью. На полях, где лущение не проводилось, количество грызунов осенью на заросших сорняками полях (что особенно бывает в теплую, дождливую осень) мало отличалось от такового до уборки урожая (рис. 4).

Пропашные культуры. Поляков (1936) называет поля севооборота, занятые пропашными культурами, «стациями-изоляторами» и считает, что они должны находиться между посевами колосовых. Числен-

ность грызунов на пропашных культурах зависит главным образом от качества полевых работ. В колхозе им. Сталина подсолнечник и кукурузу сеют по зяби. Весной проводят предпосевное боронование полей. В течение вегетационного периода проводят двух- или трехкратную культивацию. Все это обеспечивает чистоту посевов и, как следствие, небольшое число грызунов на полях. При несоблюдении агротехники посевов и правил ухода за растениями поля пропашных культур зарастают сорняками, а вслед за этим увеличивается численность грызунов. Если при уборке урожая, особенно подсолнечника, допускаются потери, как это было, например, в 1950 г. в колхозе «Хлебороб», где на поле остались кучки стеблей, на многих из которых были корзинки с семенами, то грызуны с полей концентрируются в такие места, находя здесь хорошую защиту и обильный корм. Расставленные среди этих кучек стеблей ловушки давали обильный улов (80% попаданий).

Стога соломы. Кулик (1951), Фенюк (1937), Кучерук и др. (1935), Калабухов и Раевский (1935), Наумов (1937) и другие авторы показали, что к зиме грызуны мигрируют в стога, находя здесь благоприятные микроклиматические условия и обилие корма. Большое количество грызунов в стогах соломы колхоза «Хлебороб», по сравнению с колхозом им. Сталина, нужно объяснить лучшими кормовыми условиями, так как при уборке урожая комбайнами в первом колхозе полова не отделяется от соломы, где остается поэтому большое количество зерна, которого хватает грызунам на весь зимний период. В противоположность этому, в колхозе им. Сталина, где полова собирается отдельно, к концу зимы для грызунов нехватает семенного корма. Плотность населения грызунов в стогах зависит от качества уборки урожая и дальнейших сельскохозяйственных работ на полях. Так, в колхозе «Хлебороб» в октябре 1949 г. из-за больших потерь при уборке урожая (наши подсчеты показали, что на 1 м² убранного поля оставалось от 353 до 633 зерен) число зверьков в стогах было значительно ниже, чем в колхозе им. Сталина (6,9% попаданий в колхозе «Хлебороб» и 20,8% в колхозе им. Сталина). В дальнейшем, с наступлением холодов, численность грызунов в стогах на полях колхоза «Хлебороб» несколько увеличилась, но все равно не достигала величин, какие отмечались в колхозе им. Сталина. Это объясняется тем, что обилие корма на полях колхоза «Хлебороб» задержало переселение зверьков в стога со стерни. В дальнейшем часть грызунов осталась зимовать на заросших сорняками и усеянных зерном полях. Скорость заселения стогов зависит от кормности соседних полей. Численность грызунов в стогах, расположенных на пахоте, наибольшая, несколько меньше их в стогах, стоящих на лущеной стерне, и наименьшее их количество — в стогах на нелущеной стерне.

В осенний период (сентябрь-октябрь 1951 г.) параллельный сравнительный улов давал в среднем до 32% попадания в первой группе стогов, до 21% во второй и 14% в третьей. Это можно объяснить более интенсивной миграцией в стога с малокормных стаций. Зимой такой резкой разницы в численности грызунов нет, хотя небольшие отличия сохраняются.

В наших условиях стога полностью не выполняют роли стаций переживания, так как бо́льшая часть их вывозится с поля и расходуется на хозяйственные нужды задолго до того, как на полях наступят благоприятные для грызунов условия обитания.

## Особенности размножения грызунов на различных полях севооборотов

Мы установили, что на различных полях севооборотов число грызунов бывает различным. Это зависит от экологических условий обитания на данной стации. Кроме того, на сходных стациях при различной агротех-

нике наблюдается различная численность грызунов. В результате мы отмечаем отличия в интенсивности размножения на различных стациях (табл. 4).

Таблица 4

**Размножение самок домовой мыши, серого хомячка и лесной мыши на различных стациях**

| Вид грызуна | Возрастные (весовые) группы | Лесополосы | | | Озимая пшеница | | | Яровые зерновые | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | число самок | % размножающихся самок | среднее число эмбрионов | число самок | % размножающихся самок | среднее число эмбрионов | число самок | % размножающихся самок | среднее число эмбрионов |
| Домовая мышь | До 14 г | 36 | 16,6 | 4,3 | 67 | 15 | 4,8 | 37 | — | — |
| | 14,1—20 г | 92 | 83,7 | 7,1 | 130 | 56,9 | 6,9 | 35 | 57,1 | 6,3 |
| | 20,1 г и больше | 20 | 100 | 7,5 | 34 | 88,2 | 7,4 | 15 | 53,3 | 7 |
| Всего . . | — | 148 | 68 | 6,3 | 231 | 49,3 | 6,4 | 87 | 32,9 | 6,6 |
| Серый хомячок | До 25 г | 25 | 8 | 4,7 | 22 | 9,1 | 4,8 | 37 | — | — |
| | 25,1—45 г | 142 | 81,7 | 6,2 | 72 | 75 | 5,7 | 31 | 48,4 | 5 |
| | 45,1 г и больше | 22 | 72,7 | 7 | 8 | 62,5 | 7 | 8 | 100 | 6,7 |
| Всего . . | — | 189 | 67,7 | 6 | 102 | 59,8 | 5,8 | 76 | 30,2 | 5,8 |
| Лесная мышь | До 12 г | 18 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | 12,1—24 г | 223 | 58 | 5,3 | — | — | — | — | — | — |
| | 24,1 г и больше | 36 | 66,6 | 6 | — | — | — | — | — | — |
| Всего . . | — | 277 | 54,7 | 5,6 | — | — | — | — | — | — |

Из табл. 4 видно, что наибольшее количество размножающихся самок можно отметить в лесополосах, затем на полях озимой пшеницы и яровых колосовых. Число размножающихся самок домовой мыши и серого хомячка на яровой пшенице в два раза меньше, чем в лесополосах. К сожалению, для лесной мыши мы не смогли получить сравнительных данных из-за небольшого количества самок этих зверьков, добытых на полевых стациях. При разборе табл. 4 можно отметить еще одну, очень характерную особенность. Самки грызунов в лесополосах размножаются в более молодом возрасте, чем на яровых посевах.

При сопоставлении данных по сходным весовым группам видно, что среднее число эмбрионов в лесополосах больше, чем на озимых, а тем более на яровых зерновых. На интенсивность размножения оказывает влияние также и качество полевых работ. На полях яровых в колхозе «Хлебороб», которые засевались не по зяби и на которых, следовательно, было много сорняков, число участвующих в размножении самок несколько выше, чем на полях, где севу яровых культур предшествовала зяблевая вспашка. В первом случае число самок домовых мышей, участвующих в размножении, было 40,1%, что на 7,2% выше, чем на яровых, посеянных по зяби. Для серых хомячков это число равно 34,6% всех самок (на 4,4% больше, чем на посевах яровых по зяби). На сравниваемых

стациях отмечается различие в сроках размножения. Беременных самок серых хомячков и лесных мышей мы встречали в лесополосах с конца марта (22 марта 1951 г.), на полях — с середины апреля. В лесополосах позже, чем на полях, заканчивается размножение. В октябре-ноябре примерно половина всех добытых на этой стации самок были беременными или кормящими (домовых мышей 55,5%, серых хомячков 44,4%, лесных мышей 49,9%). На полях в это время грызуны не размножаются. Бо́льшую продолжительность периода размножения грызунов в лесополосах, как и бо́льшую интенсивность их размножения по сравнению с полевыми стациями нужно объяснить лучшими микроклиматическими и особенно лучшими кормовыми условиями в лесополосах в ранневесеннее и позднеосеннее время, а также меньшей гибелью на защищенных стациях малоподвижных беременных самок от хищников (Фолитарек, 1948).

Эти особенности размножения грызунов на различных стациях обеспечивают бо́льшую их численность в лесополосах, особенно в густых и захламленных, по сравнению с полевыми стациями. В стогах соломы самки домовых мышей размножаются особенно интенсивно в период с августа по ноябрь. Зимой кривая размножения падает, что нужно связать с сокращением количества корма в стогах. Температурные условия имеют меньшее значение. Так, например, даже в очень теплую зиму 1951/1952 г. закономерность сокращения темпа размножения в зимний период сохранялась. Проследить ход размножения весной нам не удалось, так как бо́льшая часть стогов расходуется к этому времени на хозяйственные нужды. В размножении принимают участие зверьки, достигшие веса 11—12 г. В этом домовые мыши стогов приближаются к живущим в лесополосах. Средний процент участвующих в размножении самок — 35,5. Несомненно, что часть самок, добытых в стогах, мигрировали сюда с полей, будучи уже беременными. У другой же части весь цикл размножения проходит в стогах. В течение августа — ноября можно встретить домовых мышей, только что покинувших гнездо. При ворошении соломы у основания стога можно встретить вне гнезда мышат весом в 2—3 грамма.

Как мы видим на примере колхоза им. Сталина, правильная агротехника сама по себе не может полностью очистить земли от грызунов, если дополнительно к этому не проводить своевременно дератизационную работу. Особое внимание при этом необходимо уделять стациям переживания, в нашем случае — лесополосам, полям трав кормовых севооборотов и, особенно, стогам, так как здесь скопляется значительная часть популяции полевых грызунов. Это будет иметь не только большое значение для сокращения числа их на полях, но и большое эпидемиологическое значение.

Для сокращения числа мигрирующих в стогах грызунов необходимо, чтобы стога были сгруппированы на пахоте, парах или зяби вдали от лесополос. Если это сделать невозможно, то необходимо окопать стога канавками (это хорошо делать вокруг всех стогов, где бы они ни располагались), осенью установить у их основания ящички с отравленной приманкой, а при большой плотности населения проводить газацию стогов хлорпикрином. План использования соломы в хозяйстве нужно составить так, чтобы в последнюю очередь расходовались стога, расположенные вдали от лесополос на пахоте. Одним из главных мероприятий по борьбе с грызунами в лесополосах является содержание их в чистоте. Однако в определенные периоды года (при проведении полевых работ на соседних полях) лесополосы будут служить убежищами для грызунов. Когда леса густо покроют колхозные поля, трудно будет вести борьбу с грызунами в течение всего года и во всех лесополосах. Поэтому нам кажется более рентабельным в первую очередь очищать от грызунов те участки лесополосы, которые граничат с многолетними травами и озимыми посевами. Во время распашки полей или уборки урожая особенно действенными будут отравленные приманки, разложенные под кучки специально положен-

ной для этого соломы или в «норы постоянного отравления вредных мышевидных грызунов» (Свириденко, 1951). Подобные норы должны функционировать в течение всего года, но особенно в периоды миграции грызунов с полей в лесополосы. Не должны оставаться вдоль лесополос незапахиваемые опушки, заросшие сорняками. Уничтожение опушек — важное мероприятие в борьбе с полевками. Нельзя подводить посевы вплотную к лесопосадкам. Лучше, если между ними будет хотя бы небольшое пространство распаханной земли. В этом случае будет затруднена миграция грызунов с полей в лесополосы и обратно.

На полях севооборотов полевые работы являются самым действенным фактором, уменьшающим численность грызунов. Поэтому мы считаем, что специальных работ по уничтожению их на полях, при условии проведения подобных работ на стациях переживания, проводить не нужно. Можно ограничиться расстановкой на полях присадочных шестов для птиц и охраной хищных зверей.

## Выводы

1. При изучении грызунов на землях передового колхоза им. Сталина и колхоза «Хлебороб» (Сальского района Ростовской области), где травопольная система введена с 1949 г. и полностью еще не освоена, а качество полевых работ значительно хуже, мы установили, что численность грызунов на полях севооборотов в колхозе им. Сталина меньше, чем в колхозе «Хлебороб».

2. Наибольшее количество грызунов в условиях травопольной системы земледелия отмечается в лесополосах (особенно плотных и захламленных), затем на полях озимой пшеницы и на многолетних полях трав.

3. Число грызунов на данном поле зависит от предшествующей культуры и качества полевых работ. Грызуны более многочисленны на полях, где предшественниками были охотно заселяемые грызунами культуры (озимая пшеница, поля трав). При малейшем нарушении агротехники происходит увеличение числа грызунов. Если травопольная система земледелия проводится правильно, то численность грызунов на полях всегда будет низка.

4. Размножение грызунов на каждом поле севооборота имеет свои особенности. Наибольшее число размножающихся самок мы отмечаем в лесополосах. Период размножения здесь более растянут по сравнению с полевыми стациями. На полях озимой пшеницы размножение проходит более интенсивно, чем на яровых зерновых.

5. В условиях травопольной системы земледелия появляются новые стации переживания — лесополосы (особенно зрелые и захламленные), опушки лесополос, заросшие сорной растительностью. Эту же роль выполняют засоренные поля многолетних трав. В этих местах, а также в стогах (которые и до введения травопольной системы земледелия были стациями переживания), нужно проводить дератизационные работы. На посевах зерновых для поддержания численности грызунов на низком уровне достаточна проводимая агротехника.

## Литература


Абеленцев В. И., 1951. Распределение грызунов в полезащитных лесонасаждениях и на межполосных полях травопольного севооборота степной части УССР, Тр. Ин-та зоологии АН Укр. ССР, VI.

Бодров В. А., 1936. Влияние лесных полос на микроклимат, М.

Высоцкий Г. Н., 1938. О гидрологическом и метеорологическом влиянии лесов, М.

Иваненко И. О., 1938. К вопросу об изменении в животном населении степи под влиянием агрокультуры, Зоол. журн., XVII, вып. 2.

Калабухов Н. И. и Раевский В. В., 1935. Материалы по динамике фауны грызунов, сб. «Борьба с грызунами в степях Предкавказья», Азчериздат, Ростов н/Д.

Кулик И. Л., 1951. Грызуны скирд и омётов, в сб. «Вопросы краевой общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии», VII, М.

Кучерук В., Кротов А., Рюмин А., Соколов М., 1935. Некоторые данные по массовому размножению мышевидных грызунов в Московской области в 1934 г., Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, XCIV, 7-8.

Лисецкий А. С. и Хаскин В. В., 1952. Экологический очерк мышевидных грызунов в районе Мариупольской лесоопытной станции, Тр. Н.-иссл. ин-та биологии, Уч. зап. Харьк. гос. ун-та, XLIV, Харьков.

Матякин Г. И., 1936. О влиянии лесных полезащитных полос на микроклимат, сб. «Полезащитные полосы». вып. IV.

Наумов Н. П., 1937. К вопросу о стационарном распределении мышевидных грызунов, Уч. зап. МГУ, зоол., вып. 13.

Поляков И. Я., 1936. Материалы к биологии общественной полевки и оценка влияния агротехники на динамику ее численности в степной части Крыма. Итоги н.-иссл., работ ВИЗР.—1940. Методика изучения экологии мышевидных грызунов в целях разработки агротехнических мер борьбы с ними, Вестн. ЗАР, № 1-2.—1940а. Севооборот как экологический фактор в жизни полевок и его значение в организации борьбы с ними, Тезисы докладов молодых ученых, изд. ВАСХНИЛ.—1949. Теоретическая сущность учения о периодичности массовых размножений мышей и полевок, Журн. общ. биологии, № 3.—1950. Травопольная система земледелия и вредные мышевидные грызуны. Журн. общ. биологии, XI, вып. 1.

Свириденко П. А. 1951. Значение грызунов в проблеме лесоразведения и защита от них питомников и полезащитных лесных полос. Тр. Ин-та зоологии АН УССР, VI.

Стрельников И. Д., 1950. Значение гнезда в тепловом режиме грызунов. Тезисы докладов 2-й экологической конференции, ч. II, Киев.

Тауриньш Э. и Думпе В., 1950. Состав и динамика популяции мышевидных грызунов в сельскохозяйственных угодьях в условиях Латвийской ССР, Тезисы докладов 2-й экологической конференции, ч. II, Киев.

Фенюк Б. К., 1937. Влияние земледелия на численность мышевидных грызунов и биологические обоснования борьбы с ними, Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии, XVI, вып. 3—4.

Фенюк Б. К. и Шейкина М. В., 1938. Изучение передвижений полевок методом кольцевания, Уч. зап. Саратовск. гос. ун-та, сер. биол., I (XIV), вып. 2.

Фолитарек С. С., 1948. Хищные птицы, как фактор естественного отбора. Журнал общей биологии, т. 9, вып. 1.

Хайруллин Я. Х., 1950. Сроки вспашки травяного пласта в травопольном севообороте, Сб. н.-иссл. работ Азово-Черноморск. с.-х. ин-та, XIII.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# ЗАХОРОНЕНИЕ ОСТАТКОВ ВЕРХНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ У СЕЛЕНИЯ НИЖНИЕ КАРМАЛКИ НА ЮГЕ ТАТАРСКОЙ АССР

**Н. К. ВЕРЕЩАГИН**

**Зоологический институт Академии наук СССР**

## Введение

Понимание закономерностей развития многих видов животных, их ареалов и формирования современных фаунистических комплексов основных ландшафтных зон должно основываться на изучении истории развития четвертичных ландшафтов.

Вопросы формирования четвертичной фауны связаны, таким образом, с важнейшими проблемами четвертичной геологии и палеогеографии, приобретающими все большее значение для планомерного решения задач социалистического строительства.

Разработка и уточнение схемы стратиграфии четвертичных отложений, в свою очередь, немыслимы без разностороннего изучения остатков четвертичных животных и растений, а также условий накопления и образования захоронений этих остатков.

Разнообразие типов захоронений остатков наземных животных в четвертичном периоде весьма велико, но может быть сведено все же в общую схему[1]. Если исключить захоронения в болотах, озерах и на периодически затопляемых стоянках палеолитического человека, то все четвертичные захоронения костных остатков на равнинах Европейской части СССР образовались в условиях сноса водой, переотложения и накопления терригенного материала (Соколов, 1823—1824; Ефремов, 1950). Одним из вариантов захоронений на месте, при наименьших подвижках трупов и скелетов являются захоронения в болотах в присутствии нефти. Свободно вытекающая и загустевающая на воздухе нефть служит хорошим уловителем и фиксатором органических остатков.

Захоронения подобного типа уже широко известны у нас, например, в пределах Кавказа (Бинагады, Ильская). К такому же типу относится и вновь открытое, описываемое здесь захоронение. В связи с значительной «комплексностью», совершенно несравнимой со всеми захоронениями остатков животных и растений, известными до сих пор в средней полосе СССР, оно может служить важным образцом при изучении всех других единичных находок в зоне лесостепи и в зоне смешанных лесов.

Кармалкинское захоронение остатков животных и растений находится приблизительно в 100 км к юго-востоку от города Чистополя и берега низовой Камы, на ручье Средняя речка — левом притоке Большой Шешмы и в 3 км к югу от селения Нижние Кармалки. Открыто оно было в связи с разработкой залежей битума и устройством здесь гудронного завода еще в 1938 г. Рабочие, при рытье котлована для завода, а впоследствии при добыче битума обнаруживали кости и черепа животных, которые пересылали в Казань и в районный центр Черемшан. Эти кости залегали будто бы в слое глин и не были связаны с битуминозными слоями. Однако чаще всего кости попадались в слоях, наиболее насыщенных битумом. Крупные и мелкие черепа, по свидетельству рабочих, залегали всегда в самом слое «жирного» битума. Целых скелетов крупных зверей в битуме будто бы не было, но скелеты зверей размером до собаки встречались, повидимому, и целые.

В 1942 г. это местонахождение посетил профессор Казанского университета В. А. Чердынцев, которому коллекторы и передали свежевыкопанные два черепа и две челюстные кости зубров, череп волка и череп медведя. Кроме того, сам Чердынцев обнаружил и подобрал в русле речки плюсну ископаемой лошади. Разработка битумов была прекращена в 1944 г. Перечисленные выше остатки, вывезенные Чердынцевым, были помещены в Геологический музей Казанского университета.

[1] См. Верещагин Н. К. и Громов И. М., Сбор остатков наземных позвоночных четвертичного периода, 1953.

Разбирая в 1951 г., по поручению Зоологического института АН СССР, коллекции четвертичных млекопитающих Казанского университета, автор этой статьи обратил особое внимание на кармалкинские остатки, резко отличавшиеся от основной коллекции ископаемых костей, собранных по преимуществу на бечевниках Волги и Камы. При осмотре битумной массы, заполнявшей носовые и мозговые полости черепов, полости трубчатых костей, было обнаружено множество остатков насекомых, травянистых растений, косточки птиц и грызунов. В отмытой бензином порции битума, впрессованной в полость плечевой кости молодого зубра, оказалась шерсть зубра и обломок нижней челюсти малой пищухи. Все это позволяло надеяться, что в Кармалках можно обнаружить весьма большой набор видов животных и растений, хорошо характеризующий какой-то отрезок четвертичного периода.

Летом 1951 г. автор с двумя молодыми помощниками совершил поездку на место находок и произвел небольшие раскопки и сборы костей. Тогда же была дана предварительная заметка о четвертичной кармалкинской фауне (Верещагин, 1952).

Современный ландшафт в среднем течении Большой Шешмы представлен пологими увалами, которые пересечены довольно глубокими долинами речек. Большая Шешма течет между этими увалами в хорошо разработанной долине, достигающей местами ширины 0,5—0,8 км. Кроме луговой — пойменной — террасы, в районе селения Нижние Кармалки просматривается, по крайней мере, еще одна — надпойменная — терраса высотой до 25 м над уровнем реки. По обрывам долины Шешмы вскрыты местами покровные суглинки и красные глины. На правом берегу долины против селения Биркет, севернее Кармалок виден грандиозный оползень четвертичных слоев, съехавших по крутому обрыву холма на 50—60 м вследствие подмыва рекой. Небольшие массивы лесов сохранились отдельными участками по самым верхам водоразделов и в поймах речек. Наиболее уцелевшие участки леса на холмах правого берега Шешмы состоят из дуба Quercus robur, клена и липы с подлеском из лещины, калины и черемухи. Местами на выгревах имеется и сосна, а в понижениях рельефа и сфагновые болотца. Пойма реки Шешмы имеет заросли ивняка, ольхи. Старицы затянуты нередко тростниково-нимфейным торфом и порослй озерным камышом, кувшинкой. В целом же современный ландшафт района носит печать сильнейшего антропогенного обезлесения.

Из крупных зверей в районе сохранились лишь лоси. Порядочно волков, лисиц, барсуков, зайцев. В вершине оврага Средней речки на полынном выгреве сохранилась реликтовая колония сурков, насчитывающая теперь до 15 особей. По сообщению старожилов селения Кармалки, сурки появились будто бы около 100 лет тому назад, вслед за начавшейся вырубкой леса, но не исключена и возможность того, что они являются реликтами степной фазы. На нераспаханных выгревах живут рыжеватые суслики и степные пеструшки. Обычны водяные куторы, серые и рыжие полевки, лесные мыши, в лесу — кроты и лесные сони. По речке Шешме порядочно норок, горностаев, ласок. Вероятно, еще в прошлом столетии водились бобры. Из рыб обычны щука, окунь, ерш, пескарь, шереспер, голавль, уклея, язь, лещ. Гнездящихся птиц мало. В лесу и по вырубкам встречаются тетерева, есть рябчики, а на моховых болотцах — даже глухари. Из воробьиных обычны большие синицы, зеленушки, зяблики. По полям видны и слышны перепела, сизые голуби, полевые жаворонки, каменки, варакушки, ласточки, воробьи, овсянки.

Ручей Средняя речка, левый приток р. Большой Шешмы, течет на северо-восток с водораздела р. Черемшана и Шешмы. На протяжении 2,5 км течения речка вскрывает толщу гумусированных суглинков и красных глин, переслоенных внизу обломками доломита, образуя узкий овраг, глубиною до 8—10 м. Эти суглинки и глины четвертичного возраста выполняют довольно пологую ложбину в доломитизированных известняках и песчаниках верхнего палеозоя и спадают на север к долине Большой Шешмы под углом в 12—15°. Мощность делювиальных глин быстро уменьшается по мере поднятия по склонам ложбины, и на водораздельных участках четвертичный чехол достигает местами всего 0,5—0,8 м.

Размыв нижней половины оврага был усилен в начале нашего столетия в результате устройства двух скважин при разведке на нефть. Обе скважины были пробиты на левом берегу оврага, причем на их месте образовались артезианские источники с холодной, но жесткой водой железистого вкуса, окрашивающей камни и траву в рыжеватый цвет. Дебит каждой скважины примерно до 0,2 м³/сек.

Выше скважин дно оврага заболочено, склоны задернованы. Лишь в самой верхней его части, на расстоянии 800 м от завода, стенки оврага становятся вновь обрывистыми, достигая 3—3,5 м в высоту, а на дне появляются размытые глыбы слабо сцементированного серого песчаника

и обломки известняка. Среди них была найдена слабо фоссилизованная пясть верблюда, видимо исторического времени.

Против верхней скважины на дне и на левой стенке оврага виден выход пластов песчаника, поставленных на голову. Повидимому, этот излом и подвижки пластов и обусловили нефтепроявления, давшие основание для производства буровых работ. Нефть, очевидно, поднималась по трещинам дислокации, пропитывая четвертичные слои.

Начиная от скважин и устроенного здесь же гудронного завода, ручей вскрыл ряд асфальтированных слоев. На протяжении 100—120 м просматривается до пяти битумных линз в обеих стенках оврага. Наиболее мощные асфальтированные прослойки расположены непосредственно ниже скважин и гудронного завода. Здесь же, на левом берегу оврага, сохранилась оплывшая, задернованная выемка длиною в 55, шириною в 15 и глубиною в 3 м, из которой, собственно, и добывался битум (рис. 1).

**Рис. 1. Общий вид участка захоронения**

Внизу на переднем плане выход сломанных пластов коренных пород. За буровой скважиной (бочка!) выемка после добычи битума. Вдали долина Большой Шешмы

Местами битуминозные слои наклонены к северо-востоку соответственно общему наклону ложбины и падению слоев конгломерата (муры), сносившегося древними потоками. Таков, например, закированный слой конгломерата, просматривающийся в 100—200 м ниже гудронного завода внизу левой стенки оврага. На наш взгляд, это может свидетельствовать как о том, что нефть вытекала на дно древнего оврага, асфальтируя поверхностный слой делювия и аллювия, так и о том, что она пропитывала слой конгломерата позднее его образования, проникая по этому пористому пласту между слоями нефтенепроницаемых глин. Однако установить число, расположение, запасы и циклы образования битумных линз в описываемой толще делювия можно лишь при разведочной шурфовке или бурении на значительной площади.

Весьма вероятно, что в период выполнения древней ложбины делювием было несколько циклов, или фаз, подвижек — сжатий пластов коренных пород и, соответственно, истечений нефти. Эти фазы сжатий было бы заманчиво увязать со временем образования захоронений органических остатков. Однако представления геологов по этому поводу весьма смутны (Тихвинская, 1939).

Таблица 1

| № /п | Слои | Мощность в м |
|---|---|---|
| | **Профиль I у дна оврага близ нижней артезианской скважины** | |
| 1 | Слои, срезанные разработкой и эрозией | неизв. |
| 2 | Битуминозный слой, богатый сучьями можжевельника, надкрыльями жуков, костями уток | 0,33 |
| 3 | Структурная серая глина, пропитанная нефтью, с редкой галькой | 0,47 |
| 4 | Вязкий битум, влажный, пахнущий нефтью | 0,20 |
| 5 | Мелкозернистый песок, пропитанный нефтью, с обломками известкового песчаника | 0,11 |
| 6 | Русло ручья — коренная порода | — |
| | **Профиль III на западной стенке выемки** | |
| 1 | Гумусированная глина с корнями растений | 1,10 |
| 2 | Переходный слой суглинка | 0,78 |
| 3 | Прослойка темного битума | 0,21 |
| 4 | Суглинок слабо битуминизированный с бурыми пятнами битума и с корнями растений | 0,72 |
| 5 | Супесь косослоистая с косыми прослойками битума | 0,99 |
| 6 | Мелкозернистый песок, пропитанный нефтью | 0,45 |
| 7 | Галечник или конгломерат, битуминизированный, с мелкозернистым песком | 0,20 |
| | **Профиль IV у северо-восточного угла выемки** | |
| 1 | Гумусированный слой суглинка с мелкой галькой, в нижней части с ядрищами гудрона | 0,72 |
| 2 | Охристый суглинок с мелкой галькой и единичными костями волка | 0,54 |
| 3 | Натечный (?) слой гудрона с остатками травянистых растений | 0,42 |
| 4 | Песчано-глинистый гудрон с растительными остатками | 0,20 |
| 5 | Богатый битумом ил с остатками травянистых растений | 0,20 |
| 6 | Слабо асфальтированный каштанового цвета мелкозернистый песок, местами с остатками растений | 0,70 |
| 7 | Пропитанный нефтью мелкозернистый песок | 0,20 |
| 8 | Крупногалечниковый песчаный слой, слабо пропитанный нефтью, — видимая мощность | 0,45 |

Исследование кармалкинских битуминозных отложений до сих пор было весьма поверхностным. По данным В. Г. Соболева (1940, стр. 90), «...гудрон... распределяется в виде отдельных гнезд, иногда довольно больших по объему... Пропитанными гудроном являются по преимуществу глины и суглинки. Реже встречаются гудронные галечники и пески, особенно последние. Мощность наносов, пропитанных гудроном, колеблется в пределах от 0,25 до 2,0 м».

Таблица 2

| Животные | Число обломков | Приблизительное число особей |
|---|---|---|
| Mollusca | 127 | 127 |
| Insecta | 273 | 112 |
| Amphibia | 2 | 1 |
| Aves | 420 | 70 |
| Mammalia | 133 | 39 |
| Всего | 955 | 349 |

Для получения общей картины залегания органических остатков нами были сделаны четыре шурфа — зачистки по обрывам речки и стенкам старой выемки. При зачистках производился сбор встреченных костей, остатков насекомых, моллюсков, остатков растений. Характерные разрезы даны по профилям I, III и IV. При раскопках в битуминозном слое 2 профиля I (табл. 1) было собрано порядочно древесных остатков, надкрылья карабусов и кости кряковой утки. Отдельные

неопределимые фрагменты костей крупных копытных были извлечены также из слоя асфальтированного галечника профиля II. Наиболее обильные остатки травянистых растений, залегающие более или менее горизонтально, были обнаружены и в профиле IV, заложенном у нижнего, северо-восточного угла выемки.

Основные сборы остатков животных и растений были сделаны в отвалах завода. Отвалы состояли из песчано-глинистых частиц, которые скапливались на дне котлов после всплывания в кипящей воде частиц разжиженного асфальта. В результате было собрано до 2 кг занефтеванных обломков веток деревьев и кустарников. Распределение остатков животных показано в табл. 2.

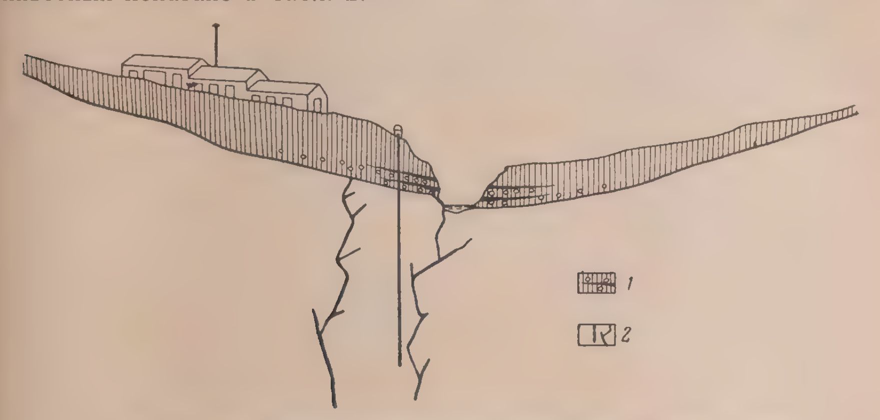



Рис. 2. Схема поперечного разреза через овраг Средней речки

1 — четвертичные отложения с прослойками конгломератов и битума, 2 — доломитизированные известняки с трещинами и скважиной в них

Подавляющее большинство остатков животных из отвалов происходит из слоя 4 профиля I, который залегает примерно на уровне слоя 6 профиля II, т. е. на глубине до 3—3,5 м от верхнего обреза оврага (рис. 2).

Кроме того, для исследования было привлечено четыре черепа и три кости посткраниального скелета крупных животных из коллекции Казанского университета.

## Остатки растений

Остатки растений в битуминозных слоях Кармалок — наиболее частые органические включения. Они представлены пыльцой, семенами, стеблями и листьями травянистых растений, пыльцой, корнями и ветвями деревьев и кустарников. Однако произвести детальный пыльцевой анализ не удалось из-за неразработанности способа отмывки проб от загустевшей нефти. Остатки стеблей злаков cf. Phalaris и обломки корзинок каких-то сложноцветных Composita заполняли битумную массу, запрессованную в носовую полость волка. Сохранились по преимуществу узлы и влагалища. После отмывки остатков бензином они приобретали серовато-соломенный цвет. В той же пробе были обнаружены единичные семена камышей cf. Scirpus. В отвалах завода была найдена скорлупа ореха лещины Coryllus avellana L. Если учесть, что почти каждое битумное «пятно», просматривающееся на кармалкинских разрезах, образовывалось, вероятно, на особой, самостоятельной фазе существования микроландшафта (биотопа), остатки растений, собранные нами in situ, могут дать наилучшие указания на эволюцию биотопов в участке захоронения. Обильные остатки стеблей крупных злаков были обнаружены в профиле I в песчаном слое 2, т. е. над прослойкой «жирного» кира. Залегание их было большей частью горизонтальное. Здесь же попадались

и довольно хорошо сохранившиеся обрывки листьев рогоза cf. Typha. В этом же слабо битуминизированном слое оказались обильны и остатки деревьев и кустарников. Большая часть древесных остатков была представлена обломками ветвей диаметром до 3—3,5 см, длиною до 40—50 см. Коры и мелких веток на них не сохранилось. Древесина можжевельника оказалась относительно слабо прокрашена нефтью, и отдельные прослойки имеют натуральный цвет. Поверхность некоторых обломков ветвей — потрескавшаяся, с характерным отслаиванием и трещиноватостью, наблюдающимися в тех случаях, когда ветви лежат долго под солнцем и дождем. После отмывки бензином древесина можжевельника приобретала серовато-кофейный цвет.

Корни деревьев, захороненные вперемешку с ветвями, достигали диаметра 8—10 мм как максимум и длины в несколько десятков сантиметров. Большинство древесных остатков принадлежало можжевельнику Juniperus cf. communis L. Характерно, что при отмывке проб битума не было найдено хвои можжевельника, сосны или ели. В противоположность этому в битуминозных слоях Бинагадинского захоронения (Верещагин, 1949) облиственные веточки многоплодного можжевельника весьма обычны. Относительное обилие остатков, собранных в нашем раскопе I профиля, видно в табл. 3.

Таблица 3

| Семейства и виды | Наименование и количество остатков | |
|---|---|---|
| **Cupressaceae** | | |
| Juniperus cf. communis L. | Обломки ветвей и стволов | 60 |
| | Обрывки корней | 32 |
| **Typhaceae** | | |
| Typha sp. . . . . . . . | Обрывки листьев | 2 |
| **Betulaceae** | | |
| Alnus sp. . . . . . . . | Обломки ветвей | 12 |
| **Salicaceae** | | |
| Salix sp. . . . . . . . . | Обломки ветвей | 2 |
| **Gramineae** | | |
| Phalaris sp. . . . . . . | Обломки стеблей | 45 |
| Compositae, ближе не определ. . . . . . . . | Обломки стеблей | 2 |

В целом создается впечатление, что обломки ветвей можжевельника и лиственных пород приносились в точку захоронения каким-то небольшим потоком. Они выбрасывались на берег, где замывались в песок и пропитывались нефтью. Наличие корней говорит еще и о том, что можжевельники, вероятно, росли на размываемых обрывчиках берега оврага и попадали в водоем при оползнях.

В нижнем — 6-м слое профиля III, в пропитанном нефтью песке обнаруживались плохо сохранившиеся остатки древесины ольхи cf. Alnus.

Судя по отсутствию в захоронении остатков крупных стволов деревьев, пней и т. п., в непосредственной близости от точки захоронения деревьев не было. Не было, очевидно, и крупной реки и крупного озера, которые могли бы приносить и выбрасывать на берег большие стволы.

Итак, общий список растений из Кармалкинского захоронения достигает шести-семи видов. Экологически одни из названных растений характерны для заболоченностей и вообще пониженных мест, как например канареечник, камыш, рогоз, ольха; другие — для повышенных и хорошо дренированных участков — можжевельник; третьи — лесной орех — произрастают как вдоль оврагов, так и в закрытых лесах и на опушках.

В геоботаническом смысле остатки растений характеризуют расположение участка захоронения по крайней мере в зоне широколиственных лесов либо близ южной границы тайги.

## Остатки моллюсков

В собранном материале оказались только представители брюхоногих Gastropoda. По определениям В. И. Жадина и И. М. Лихарева (Зоологический институт АН СССР). здесь насчитывается восемь видов (табл. 4).

Таблица 4

| № п/п | Семейства и виды | Число особей | |
|---|---|---|---|
| | | абс. | % |
| | **Valloniidae** | | |
| 1 | Vallonia pulchella (Müll.) | 4 | 3,1 |
| 2 | Vallonia costata (Müll.) | 1 | 0,7 |
| | **Helicidae** | | |
| 3 | Zenobiella rubiginosa (A. Schm.) | 1 | 0,7 |
| | **Planorbidae** | | |
| 4 | Armiger crista (L.) | 2 | 1,5 |
| 5 | Anisus spirorbis (L.) | 2 | 1,5 |
| | **Limnaeidae** | | |
| 6 | Radix pereger (Müll.) | 83 | 65,2 |
| 7 | Radix lagotis (Schrank) | 33 | 26,0 |
| | **Succineidae** | | |
| 8 | Succinea pfeiferi Rssm. | 1 | 0,7 |
| | Всего | 127 | 100,0 |

В экологическом смысле, первые три — сухопутные виды, придерживающиеся пойм и вообще влажных мест; № 4—7 — обитатели мелких стоячих водоемов, болот или сильно заросших речек; наконец, № 8 — эврибионт. В целом видовой состав мягкотелых характеризует кармалкинские слои как образование, возникшее в неглубоком заболоченном или слабо проточном водоеме. Захоронение моллюсков происходило на месте без сколько-нибудь заметного переноса.

В зоогеографическом смысле приведенный набор видов характерен для зоны лесостепи Восточно-Европейской равнины. Все названные виды отличаются довольно широким распространением в пределах Евразии и в наши дни.

## Остатки насекомых

Остатки насекомых в кармалкинском битуме весьма обильны по количеству видов и особей. При более осторожной промывке больших порций битума бензином в нем можно было бы обнаружить представителей весьма многих отрядов.

В битумной массе, впрессовавшейся в носовую полость волка, были обнаружены обломки ложнококонов мясных мух Sarcophaga. Имеются также остатки ос — Vespa sp., стрекоз — Agrion sp. и муравьев — Camponotus sp., Lasius sp.

Таблица 5

| Семейства и виды | Число фрагментов | Возможное число особей | % особей |
|---|---|---|---|
| Cicindelidae | | | |
| Cicindela campestris L. | 33 | 10 | 9,0 |
| Carabidae | | | |
| Carabus clathratus L. | 13 | 8 | 7,1 |
| Carabus marginalis F. | 2 | 2 | 1,8 |
| Carabus convexus F. | 1 | 1 | 0,9 |
| Carabus perforatus Fischw. | 2 | 2 | 1,8 |
| Coccinellidae | | | |
| Coccinella aff. septempunctata L. | 1 | 1 | 0,9 |
| Dytiscidae | | | |
| Dytiscus circumeinctus Ahr. | 73 | 21 | 18,7 |
| Acilius sulcatus L. | 82 | 16 | 14,3 |
| Colymbetes striatus L. | 10 | 5 | 4,4 |
| Hybius sp. cf. angustus Gull. | 3 | 2 | 1,8 |
| Dytiscidae gen. et sp. | 2 | 2 | 1,8 |
| Hydrophilidae | | | |
| Hydrous piceus L. | 3 | 1 | 0,9 |
| Scarabaeidae | | | |
| Geotrupes sp. nova | 2 | 2 | 1,8 |
| Silphidae | | | |
| Silpha carinata Hbst. | 1 | 1 | 0,9 |
| Necrodes littoralis L. | 1 | 1 | 0,9 |
| Necrophorus sp. | 4 | 2 | 1,8 |
| Pterostichus sp. | 1 | 1 | 0,9 |
| Taphoxenus sp. | 2 | 2 | 1,8 |
| Laemostenus sp. | 1 | 1 | 0,9 |
| Curculionidae | | | |
| Stephanocleonus cf. auceps Chvr. | 2 | 2 | 1,8 |
| Stephanocleonus cf. fossulatus F.-W. | 4 | 3 | 2,6 |
| Tenebrionidae | | | |
| Platyscelis hypolithos Pall. | 19 | 15 | 13,4 |
| Oodescelis polita Sturm. | 3 | 3 | 2,6 |
| Blaps lethifera subalpina Men. | 4 | 4 | 3,5 |
| Blaps halophila Fischw | 3 | 3 | 2,6 |
| Chrysomelidae | | | |
| Galeruca sp., cf. pomonae Scop. | 1 | 1 | 0,9 |
| Всего | 273 | 112 | 100,0 |

В отвалах же завода сохранились по преимуществу остатки жуков которые и составили основную массу сборов. По определениям Л. В. Арнольди и А. В. Богачева, видовой состав жуков оказался довольно бога (26 видов). Общий список остатков жуков представлен в табл. 5.

В тафономическом и экологическом смысле насекомые Кармалок характерны для захоронений, связанных с занефтеванными водоемами и

литоралью небольших луж, ручьев. Как и для Бинагадинского захоронения, здесь характерно преобладание, во-первых, плавунцов, во-вторых, жужелиц, охотящихся на открытых участках грунта, и, наконец, чернотелок, часто выбирающихся на оголенные от травы оползни и под обрывчики берегов.

Основываясь на современной приуроченности видов жуков к различного рода биотипам, можно составить табл. 6, характеризующую до известной степени ландшафты в районе захоронения.

Таблица 6

| | Водоемы разного типа | Пойма и влажные луга | Лесостепь, светлые леса | Степь | Солонцеватая степь | Широкий набор биотопов |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Число видов . . . . . . . . . . | 6 | 2 | 4 | 8 | 1 | 6 |

В зоогеографическом смысле состав жуков характерен для зоны лесостепи Восточной Европы. В то же время здесь имеется ясная примесь восточносибирских лесостепных элементов, как например Stephanocleonus cf. auceps и S. cf. fossulatus, живущих ныне в Восточной Сибири.

## Остатки земноводных

Остатки амфибий в Кармалках редки. Вернее, здесь имела значение плохая сохраняемость их косточек. Найдено всего две косточки — бедро и голень прудовой лягушки Rana esculenta L. Попадание остатков лягушек, жаб и вообще земноводных в захоронение, связанное с нефте-водяными лужами, особых объяснений не требует.

## Остатки птиц

Среди позвоночных на долю птиц приходится наибольшее число остатков. Уже в отмытой бензином массе иловатого песка, извлеченной из полостей черепа зубра, было установлено наличие многочисленных мелких шейных перьев воробьиных. Нередко после отмывки перышки приобретали натуральный цвет. В отвалах были часты находки очинов маховых перьев более крупных птиц. Отдельные разрозненные, но целые кости кряквы были собраны нами в битумном слое 2 профиля I, где они залегали вперемешку с растительными остатками. Нет сомнения, что в толстых «жилах» почти чистого асфальта залегали и целые скелеты птиц, особенно мелких видов, но после выварки битума в котлах и раскопок отвалов много костей было утеряно и переломано. Большинство собранных остатков представлено костями крыльев и ног. Фаланг пальцев и ребер найдено мало — они затерялись в балластной массе. Лучше и чаще всего после выварки и вторичных раскопок сохранились наиболее прочные кости — цевки, коракоиды, лопатки. Подавляющее большинство костей принадлежит взрослым особям.

Табл. 7 дает представление о соотношении численности различных птичьих костей.

Таблица 7

| Численность | Черепа и их фрагменты | Кости туловища | Кости крыльев | Кости ног | Всего |
|---|---|---|---|---|---|
| Абсолютная . . . | 7 | 74 | 195 | 144 | 420 |
| Относительная . | 1,6 | 17,6 | 46,4 | 34,2 | 100,0 |

Таблица 8

| Отряды и виды | Число фрагментов | Возможное число особей | % особей |
|---|---|---|---|
| **Galliformes** | | | |
| Lagopus lagopus L. | 3 | 1 | 1,4 |
| Tetrao tetrix L. | 12 | 2 | 2,8 |
| **Columbiformes** | | | |
| Columba oenas L. | 1 | 1 | 1,4 |
| **Ralliformes** | | | |
| Grus virgo L. | 1 | 1 | 1,4 |
| Porzana porzana L. | 1 | 1 | 1,4 |
| **Charadriiformes** | | | |
| Scolopax gallinago L. | 5 | 1 | 1,4 |
| Vanellus vanellus L. | 4 | 1 | 1,4 |
| Numenius arquata L. | 2 | 1 | 1,4 |
| Limosa limosa L. | 1 | 1 | 1,4 |
| Philomachus pugnax L. | 7 | 3 | 4,3 |
| Calidris sp. | 2 | 1 | 1,4 |
| Tringa cf. ochropus L. | 6 | 1 | 1,4 |
| Limicola, ближе не определ. | 5 | 3 | 4,3 |
| **Anseriformes** | | | |
| Anas crecca L. } Anas querquedula L. | 61 | 5 | 7,1 |
| Anas clypeata L. | 31 | 5 | 7,1 |
| Anas platyrhynchos L. | 52 | 4 | 5,7 |
| Anas penelope L. | 25 | 3 | 4,3 |
| **Ciconiiformes** | | | |
| Botaurus stellaris L. | 1 | 1 | 1,4 |
| **Falconiformes** | | | |
| Falco cf. tinnunculus L. | 1 | 1 | 1,4 |
| Circus cyaneus L. | 10 | 1 | 1,4 |
| Circus aeruginosus L. | 25 | 3 | 4,3 |
| Buteo buteo L. | 9 | 2 | 2,8 |
| **Coraciiformes** | | | |
| Asio flammeus Pontopp. | 34 | 3 | 4,3 |
| Strix aluco L. | 9 | 1 | 1,4 |
| Caprimulgus europaeus L. | 1 | 1 | 1,4 |
| **Passeriformes** | | | |
| Corvus corone L. | 11 | 2 | 2,8 |
| Fringilla coelebs L. | 5 | 2 | 2,8 |
| Emberiza sp. | 4 | 2 | 2,8 |
| Alauda arvensis L. | 16 | 3 | 4,3 |
| Motacilla alba L. | 20 | 3 | 4,3 |
| Parus major L. | 1 | 1 | 1,4 |
| Phylloscopus (?) sp. | 1 | 1 | 1,4 |
| Turdus pilaris L. | 7 | 1 | 1,4 |
| Turdus musicus L. | 8 | 2 | 2,8 |
| Turdus ericetorum Turton. | 2 | 1 | 1,4 |
| Oenanthe (?) sp. | 3 | 1 | 1,4 |
| Passeriformes, ближе не определ. | 33 | 3 | 4,3 |
| Всего | 420 | 70 | 100,0% |

В результате не остается сомнений, что захоронение целых трупов птиц происходило преимущественно на месте. По определению И. М. Громова и автора, остатки птиц принадлежат 35—37 видам (табл. 8).

В тафономическом смысле состав птиц характерен для захоронений, в которых гибель пернатых была обусловлена нефтяной пленкой или, вернее, толстыми пластинами вязкого асфальта (Верещагин, 1946, 1951). Подобная концентрация в одном слое и на небольшом участке столь различных по повадкам птиц, как белая куропатка и кроншнеп или пастушок и сарыч, наконец, абсолютное преобладание остатков болотных и водоплавающих форм не наблюдаются в других типах захоронений, например, в случае захоронения погадок хищных птиц, на местах человеческих поселений и в толщах аллювия рек (Н. К. Верещагин и И. М. Громов, 1952). Разнообразие экологических типов птиц весьма напоминает Бинагадинское захоронение (См. полный список у Н. И. Бурчак-Абрамовича, 1951), отличаясь, понятно, в целом иным обликом, обусловленным иными ландшафтами. Несмотря на несходство повадок, любая из названных птиц могла присаживаться на берег занефтеванной лужи и гибнуть от склеивания маховых и кроющих перьев в липкой нефти.

В экологическом и ландшафтном смысле птицы Кармалкинского захоронения характеризуют большое разнообразие биотопов в районе захоронения. Наибольшую численность показывают, как и следовало ожидать, птицы, связанные с водоемами, заболоченностями. Сюда относятся пастушковые, кулики, гусиные, цаплевые, болотный лунь из дневных хищных. Остатки белой куропатки, даже при условии гибели в летнее время, не свидетельствуют о наличии моховых болот, а, вместе с остатками тетерева, лишь о наличии кустарниковых зарослей. Наконец, абсолютное большинство видов характерно для летнего сезона или по крайней мере для пролетов, во время которых пролетные птицы не столь уж строго придерживаются свойственных им угодий.

Тем не менее в целях приближенной реконструкции ландшафта ниже дана сводная табл. 9 возможного распределения и относительной численности видов по предпочитаемым (преимущественным) и необходимым биотопам.

Таблица 9

| | Слабо проточные водоемы и заболоченности | Лесные и кустарниковые насаждения | Открытые степные и луговые пространства | Широкий набор биотопов |
|---|---|---|---|---|
| Число видов | 14 | 12 | 5 | 6 |

В зоогеографическом смысле видовой состав птиц характерен для зоны смешанных лесов и лесостепи Восточной Европы. Можно утверждать также, что гибель птиц происходила преимущественно летом, так как набор видов характерен либо для пролетного, либо для гнездового комплекса. Оседлыми или, во всяком случае, зимующими можно считать всего шесть видов: белого и полевого тетеревов, неясыть, серую ворону, овсянку (?), большую синицу,— т. е. около 17% приведенного списка.

Гибель птиц не была обусловлена деятельностью хищников, гололедицей и т. п. Наиболее вероятна гибель в нефтяных пятнах, лужах или непосредственно в разжиженном асфальте.

### Остатки млекопитающих

Млекопитающие кармалкинских битумов имеют и будут иметь главнейшее стратиграфическое и палеозоогеографическое значение на Восточно-Европейской равнине. К сожалению, остатков млекопитающих сохранилось в отвалах немного. Большинство трубчатых костей из битума просто

отбрасывалось на сторону и затерялось в траве и в русле речки. Судя по остаткам, доставленным в Казань Чердынцевым и добытым нами, в слоях битума были целые скелеты крупных и мелких зверей. Их отдельные кости могли, конечно, быть разрознены и распределяться на некоторой, хотя и небольшой, площади. В этих заключениях убеждают следующие факты: 1) черепа волка и бурого медведя, хранящиеся в Казанском университете, совершенно целы и сохранили нижнюю челюсть; 2) осевые черепа зубров сохранили тонкие отростки крыловидной кости, но концы роговых стержней, выдававшиеся вначале на поверхность, разрушены; 3) плечевая кость молодого зубра, подобранная в ручье близ выемки гудрона, сохранила наполовину отвалившийся эпифиз, который держался только на тягучем битуме, заполнявшем диафиз; 4) в битуме, запрессованном в носовой полости волка, оказалась короткая шерсть морды волка, а в диафизе плеча молодого зубра — шерсть зубра, повидимому, того же экземпляра.

Все это доказывает, что мацерация трупов происходила на месте и при этом в нефтяной или в нефте-водяной битумной тягучей массе, которая допускала разложение мышц и связок, но консервировала костную ткань и шерсть. Стенки диафизов как мелких, так и крупных костей на всю толщину слегка прокрашены нефтью. Кости зубров, лежавшие на солнце, только местами облеплены кусками асфальта. Они побурели, а местами и выцвели вследствие начавшегося выветривания от солнца и дождя. После отмывки в бензине поскабливание диафиза давало только легкий запах сырой кости — коллагена. Шерсть — подшерсток зубра — после отмывки бензином приобрела натуральный фиолетово-буроватый цвет. Кости зверей как крупных, так и мелких видов не несут следов окатки.

В тафономическом отношении характерно также отсутствие какой-либо сортировки костных остатков по величине, удельному весу, «парусности». Захоронение остатков зубра рядом с остатками полевки или зайца явно свидетельствует об отсутствии заметного переноса трупов, а тем более костей в водном потоке. Все эти факты, наряду с относительной концентрацией костей в битуме, говорят об однообразии причин гибели и условий захоронения как для крупных, так и для мелких видов. Захоронение происходило, очевидно, на месте в точке смерти животного.

Концентрацию трупов крупных и мелких зверей никак нельзя объяснить только приносом водой. Наличие загустевшей нефти невольно заставляет вновь проводить аналогии по улавливанию животных в асфальтовых ямах в Калифорнии, в Бинагадах и в Старуни.

Отдельные разломы костей происходят, не только от ударов лопаты и кирки, но и от каких-то резких давлений, например, ударов ног проходивших или бившихся в вязкой грязи копытных, а также от последующих давлений отлагавшихся конгломератов и суглинков. Ни одна из костей крупных видов не несет также следов погрыза хищниками, что говорит преимущественно об отсутствии условий для пожирания трупов хищниками.

Кроме ранее вывезенных и упомянутых выше черепов, мы собрали в отвалах разрозненные и обломанные нижние челюсти, позвонки, кости конечностей хищных, грызунов и копытных. В результате наших определений был получен список в 19—20 видов, данный в табл. 10.

Некоторые фрагменты, отнесенные нами к узкочерепной полевке, могут принадлежать и Microtus arvalis Pall. Кроме того, одна бедренная и плечевая косточки из 28-ми, отнесенных к Muridae вообще, принадлежат, видимо, очень старой Microtus agrestus L.

Видовой состав млекопитающих мог бы быть значительно богаче, особенно если учесть, что современная фауна южной Татарии содержит по крайней мере 62 вида, считая и рукокрылых (Бобринский и др., 1944; Попов и Лукин, 1949).

В захоронение попадали весьма различные по повадкам животные. Значительное число остатков хищных, особенно волков, говорит о вероят-

Таблица 10

| Отряды и виды | Число остатков | Возможное число особей | % особей |
|---|---|---|---|
| **Carnivora** | | | |
| Vulpes lagopus L. | 6 | 3 | 7,7 |
| Canis lupus L. | 6 | 3 | 7,7 |
| Ursus arctos L. | 1 | 1 | 2,5 |
| Putorius putorius L. | 1 | 1 | 2,5 |
| Mustela erminea L. | 1 | 1 | 2,5 |
| Mustela nivalis L. | 1 | 1 | 2,5 |
| **Lagomorpha** | | | |
| Lepus timidus L. | 3 | 2 | 5,0 |
| Ochotona pusilla Pall. | 9 | 3 | 7,7 |
| **Rodentia** | | | |
| Allactaga jaculus L. | 1 | 1 | 2,5 |
| Arvicola terrestris L. | 12 | 3 | 7,7 |
| Stenocranius gregalis Pall. | 10 | 5 | 12,7 |
| Microtus oeconomus Pall. | 2 | 2 | 5,0 |
| Clethrionomys glareolus Schreb. | 2 | 1 | 2,5 |
| Lagurus lagurus Pall. | 15 | 3 | 7,7 |
| Lagurus luteus Pall. | 8 | 3 | 7,7 |
| Muridae ближе не определ. | 28 | — | — |
| **Perissodactyla** | | | |
| Equus caballus fossilis L. | 2 | 1 | 2,5 |
| **Artiodactyla** | | | |
| Cervus elaphus fossilis L. | 2 | 1 | 2,5 |
| Bison priscus Boj. (var. deminutus Grom.) | 23 | 4 | 10,2 |
| Всего | 133 | 39 | 100,0 |

ном привлечении их падалью (?) к месту гибели. Остатки крупных полевок — водяной и экономки — свидетельствуют о наличии в участке захоронения понижений рельефа — заболоченностей и, во всяком случае, мезофитного луга. Численное распределение видов зверей по предпочитаемым характерным местообитаниям видно из табл. 11.

Таблица 11

| | Луговые берега водоемов и пойма реки | Лесные и кустарниковые насаждения | Открытая сухая степь | Широкий набор биотопов |
|---|---|---|---|---|
| Число видов | 6 | 5 | 5 | 3 |

Остатки тушканчика и желтой пеструшки могли попасть в захоронение и из желудков погибших птиц — сов, луней — или же были принесены небольшим потоком. Отсутствие остатков сусликов и сурков характерно для местных захоронений, обусловленных концентрацией трупов у небольшого стоячего водоема.

Состав остатков млекопитающих интересен и в возрастном смысле. Кости молодняка мелких хищных и грызунов могли, конечно, и не сохраниться, но наличие подсосных и полувзрослых зубрят говорит о том, что гибель имела место летом, весьма вероятно, во время прихода животных на водопой. Среди грызунов преобладают остатки нестарых грызунов, но

встречается и молодняк. Вообще преимущественная гибель зверей в летнее, теплое время не вызывает сомнений.

Единственная берцовая косточка хорька принадлежала полувзрослой особи, погибшей, видимо, поздней осенью. То же следует сказать о части остатков песца. Два черепа волка принадлежали вполне взрослым зверям с нестертыми зубами. Череп медведя имеет сильно подтертые коренные. Остатки зубров распределяются следующим образом: теленок 4—5-месячного возраста — 1 экз., молодые зубры 1,5—2 лет — 2 экз., взрослые зубры — 1 экз.

Если признавать весь набор видов зверей нашего списка за синхронный комплекс, относящийся к какому-то отрезку плейстоцена, то в зоогеографическом и ландшафтном смысле этот комплекс характерен в общем для зоны лесостепи. Наличие песца может указывать на некоторое похолодание, но главным образом — на значительно больший ареал вида в плейстоцене. Кроме трансформированного и практически вымершего ныне зубра, а также вымершей лошади, от района захоронения отодвинулся к северу приблизительно на 700 км ареал песца, ареал медведя отступил к северу на 150—200 км и, наконец, ареал желтой пеструшки отступил к югу и востоку на тысячи км к границам Монголии (?), а узкочерепной полевки — на 200 км к востоку и 700 км к северу; нет поблизости и благородного оленя.

Вообще в районе захоронения и на территории Татарии ныне отсутствуют те виды млекопитающих, ареалы которых испытали еще малопонятные потрясения, происшедшие главным образом в послеледниковье и при этом совершенно вне зависимости от влияния деятельности человека. К таким видам относятся песец, малая сеноставка, желтая пеструшка и узкочерепная полевка. Аналогичные примеры имеются, повидимому, и для насекомых, в частности, в связи с катастрофическим сокращением ареала долгоносиков рода Stephanocleonus.

В данный момент стратиграфическое значение имеют главным образом остатки зубров. Зубр из Кармалок, судя по двум промеренным нами черепам, относится к несколько измельчавшей форме типа Bison priscus deminutus Grom. Кости скелета полувзрослых зубров в сущности не отличаются по размерам от костей современного зубра из Беловежской Пущи.

В результате всех изложенных выше фактов о млекопитающих Кармалок следует придти к заключению, что в период накопления остатков в районе захоронения была лесостепь с мезофильными лугами в понижениях рельефа. Геологический возраст захоронения может быть оценен верхним плейстоценом.

## Заключение

1. В 1938 г. при начавшейся разработке гудрона близ селения Нижние Кармалки на юге Татарской АССР было открыто захоронение остатков растений и животных четвертичного периода.

2. Тафономические факты и современные наблюдения показали, что Кармалкинское захоронение возникло на месте гибели животных. Древняя ложбина, выработанная в породах казанского яруса, выполнялась делювием в плейстоцене. На участке захоронения существовал заболоченный ручей с отдельными водомоинами. Ниже перепада — сброса пластов известковистого песчаника — эти водомоины были наиболее выражены, и в них по трещинам подтекала загустевшая нефть. Прилетавшие насекомые, птицы и проходившие четвероногие улавливались и гибли в занефтеванных лужах и водомоинах, поросших влаголюбивой растительностью. Остатки растений приносились и небольшими потоками.

3. В результате определения сборов остатков животных и растений из Кармалкинского захоронения известно ныне 8 видов растений, 8 видов моллюсков, 30 видов насекомых, 1 вид амфибии, 37 видов птиц, 19 видов млекопитающих.

4. В ландшафтно-экологическом смысле набор видов животных и растений указывает на холодный, сухой климат и на зону широколиственных лесов, отчасти — на лесостепь. Преобладают виды, характерные для мезофитных биотопов. Отмечены сдвиги ареалов на север, восток и юг у ряда видов жуков, хищных и грызунов. Эти сдвиги произошли в послеледниковье.

5. В стратиграфическом смысле, при наличии остатков песца, желтой пеструшки и измельчавшего зубра, Кармалкинское захоронение должно быть отнесено к верхнему плейстоцену.

6. Кармалкинское захоронение остатков животных и растений по своей «комплексности» может быть поставлено в один ряд с захоронениями в асфальтированных слоях в Старуни (Галиция), в Бинагадах (Азербайджан) и Ранчо ля Бреа (Калифорния). Дальнейшее изучение этого памятника, с постановкой специальных раскопок или при промышленной разработке битума, может осветить весьма подробно историю плейстоценовой и голоценовой фауны и флоры на современном рубеже зоны широколиственных лесов и лесостепи.

## Литература


Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П., 1944. Определитель млекопитающих СССР, М.

Богачев В. В., 1940. Картины первобытной природы Апшерона, Баку.

Богданов М. Н., 1871. Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины средней и нижней Волги.

Бурчак-Абрамович Н. И., 1951. К истории фауны наземных позвоночных Азербайджана, в кн. Животный мир Азербайджана, Баку.

Бутурлин С. А. и Дементьев Г. П., 1935—1941. Птицы СССР, т. I—V.

Верещагин Н. К., 1946. Гибель птиц от нефти в Азербайджане, Зоол. журн. XXV, 1.— 1949. Плейстоценовые реликты Кабристана и Апшеронского полуострова, Бюлл. Моск. об-ва исп. природы, сер. биол., 4.—1951. Хищные (Carnivora) из бинагадинского асфальта, в кн. Бинагадинское местонахождение четвертичной фауны и флоры, ч. I. Баку.— 1952. Остатки животных и растений в битуминозных отложениях, Природа, № 3.

Верещагин Н. К. и Громов И. М., 1952. К истории фауны позвоночных района нижнего течения реки Урал, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, IX.

Виноградов Б. С. и Аргиропуло А. И., 1941. Определитель грызунов, М.—Л.

Гаммерман А. Ф., Никитин А. А., Николаева Т. Л., 1946. Определитель древесины по микроскопическим признакам, с альбомом микрофотографий, М.—Л.

Геологическое строение и нефтеносность Татарской АССР, 1948. Сб. под ред. акад. С. И. Миронова, Гостоптехиздат.

Геология ТАССР и прилегающей территории в пределах 109 листа, 1939. ч. I и II, Сб. под ред. В. А. Чердынцева и Е. И. Тихвинской, Тр. Моск. геол. управл., вып. 31.

Громов В. И., 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (Млекопитающие, палеолит), Тр. Ин-та геол. наук, вып. 63, геол. сер., 17.

Ефремов И. А., 1950. Тафономия и геологическая летопись, Тр. Палеонтол. ин-та, XXIV.

Жадин В. И., 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР, М.—Л.

Лихарев И. М. и Раммельмейер Е. С., 1952. Наземные моллюски фауны СССР, М.—Л.

Лукашевич И. Д., 1914. Старунские находки — мамонт и волосатый носорог, вместе с современной им флорой и фауной, Природа, июль-август.

Определитель насекомых Европейской части СССР, 1948. М.—Л.

Попов В. А. и Лукин А. В., 1949. Животный мир Татарии, Казань.

Соболев В. Г., 1940. Битумы, в кн. Геология и полезные ископаемые Татарской АССР.

Соколов Д. И., 1823—1824. О костях четвероногих животных, погребенных в земле и преимущественно о тех, которые находятся в России, Отечественные Записки.

Тихвинская Е. И., 1951. Основы геологической истории ТАССР, Уч. зап. Казан. гос. ун-та, III, 1.

Stoner R. C., 1913. Recent observations on the mode of accumulation of the pleistocen bone deposits of Rancho la Brea, Univ. Calif. Pub., vol. 7. No 7.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# СУДЬБА ТРУПОВ СУСЛИКОВ В СТЕПИ

М. М. АКОПЯН

Зимовниковская научно-исследовательская станция Ростовского н/Д. института

Вопрос о судьбе трупов животных в природе не новый. Процесс уничтожения трупов млекопитающих и прочих животных насекомыми изучался уже Линнеем[1]. Однако с точки зрения эпидемиологии некоторых инфекционных заболеваний этот вопрос сравнительно недавно стал предметом изучения (Скородумов и Шунаев, 1932—1933; Скалон, 1934, и др.). Но авторы, к сожалению, не касались значения млекопитающих и птиц в уничтожении трупов грызунов в природе; они не изучали вопрос о том, какой процент трупов грызунов в природе поедается млекопитающими или зарывается в землю жуками и в какое время суток этот процесс происходит интенсивнее.

Решение этих вопросов, в частности в отношении трупов малого суслика в степной зоне, имеет практическое значение при установлении численности сусликов, погибших в неблагоприятные для них годы. Кроме того, решение этих вопросов имеет значение для изучения и выявления новых компонентов степных биоценозов, находящихся в тесной экологической связи с сусликами.

Для ответа на поставленные вопросы, а также для установления видового состава животных, вызывающих уничтожение трупов павших сусликов в условиях степной зоны, нами была проведена настоящая работа.

Материалом служили 296 трупов сусликов — Citellus pygmaeus Pall. Этих зверьков мы вылавливали капканами и убивали, после чего раскладывали их трупы в степи. Наблюдения за трупами проводились в двух вариантах: а) с многократным раскладыванием трупов на одних и тех же площадях взамен унесенных или разложившихся трупов; б) с однократным использованием площадок, на которых унесенные трупы больше не заменялись новыми. В обоих случаях трупы нами раскладывались в степи утром и вечером, примерно в одинаковом количестве. Их наличие проверялось также два раза — утром с восходом солнца и вечером во время захода солнца. Если трупа не обнаруживали во время утренней проверки, то мы считали, что он был унесен ночью, а если не обнаруживали вечером, то считали, что он был унесен днем. Работа проводилась в течение 3 лет.

*Первый вариант опытов.* При этом варианте были взяты три постоянные площадки. На каждой площадке нами были отмечены по три точки, расположенные по углам равнобедренного треугольника, с размером сторон в 300 м. На этих точках в течение 27 дней в мае размещались свежие трупы сусликов взамен унесенных или разложившихся. Во время наших наблюдений на этих площадках было положено 142 трупа сусликов. Мы хотели выяснить два вопроса: а) какой процент трупов исчезает раньше наступления их полного разложения и б) когда процесс исчезновения трупов происходит быстрее — днем или ночью.

[1] Линнею принадлежат слова: «Три синие мухи съедают труп лошади так же скоро, как это сделал бы лев» (цитируем по Фабру).

Результаты опыта приводятся в табл. 1, из которой видно, что из общего количества трупов 61,2% были унесены до наступления их полного разложения. Из таблицы также явствует, что этот процесс ночью происходит почти в три раза интенсивнее, чем днем.

Таблица 1

**Количество унесенных трупов при первом варианте опыта**

| Судьба трупов | Число трупов | |
|---|---|---|
| | абс. | % |
| Унесено днем . . . | 23 | 16,2 |
| „ ночью . . . | 64 | 45,0 |
| Итого . . | 87 | 61,2 |
| Не унесено . . . . | 55 | 38,8 |
| Всего . . | 142 | 100,0 |

Второй вариант опытов. Достоверность вышеприведенных результатов в следующем году нами была проверена вторым методом. По этому варианту были проведены опыты со 100 трупами сусликов в восьми повторениях. Для каждого повторения в разных районах мы брали отдельные участки с типичной для сусликов стацией, на расстоянии 8—15 км от населенных пунктов. На каждом участке раскладывали трупы только один раз и по несколько штук, на расстоянии 500—800 м друг от друга. Этим была исключена возможность повторных посещений животным места нахождения трупов по силе привычки, что могло бы иметь место при первом варианте.

Полученные результаты приводим в табл. 2.

Таблица 2

**Количество унесенных трупов при втором варианте опыта**

| Дата | Положено трупов | Унесено | | | Не унесено |
|---|---|---|---|---|---|
| | | днем | ночью | всего | |
| 13/V . . . . . . . . . | 12 | 4 | 6 | 10 | 2 |
| 22/V . . . . . . . . . | 12 | — | 2 | 2 | 10 |
| 29/V . . . . . . . . . | 8 | — | 1 | 1 | 7 |
| 11/VI . . . . . . . . . | 9 | — | 9 | 9 | — |
| 24/VI . . . . . . . . . | 16 | 7 | 6 | 13 | 3 |
| 29/VI . . . . . . . . . | 8 | 1 | 2 | 3 | 5 |
| 3/VII . . . . . . . . . | 10 | 1 | 5 | 6 | 4 |
| 12/VII . . . . . . . . . | 25 | 7 | 8 | 15 | 10 |
| Всего и в % | 100 | 20 | 39 | 59 | 41 |

Полученные результаты очень близки к соответствующим результатам первого варианта и подтверждают их достоверность. В обоих случаях в среднем были унесены 60,2% трупов, а остальные были уничтожены на местах первоначального их нахождения. Ночью были унесены в среднем 42% трупов, а днем только 18,1%.

Достоверность приведенных результатов, полученных обоими способами, нами была проверена еще в течение третьего года работ, причем были получены данные, аналогичные результатам наших наблюдений, проведенных в течение первого и второго годов.

Далее, необходимо было установить — через сколько времени после размещения трупов последние уносятся животными или закапываются жуками. Результаты наблюдений приводим в табл. 3.

Таблица 3

| Месяцы | Т-ра воздуха в °С | Число положенных трупов | Унесено через | | | | | | | | | | Не унесено | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 12 час. | | 24 часа | | 32 часа | | 2 суток | | 3 суток | | | |
| | | | абс. | % | абс. | % | абс. | % | абс. | % | абс. | % | абс. | % |
| 10—20/IV . . . . . | 11,2 | 54 | 3 | 5,6 | 5 | 9,3 | 8 | 14,8 | 10 | 18,5 | 8 | 14,8 | 20 | 37,0 |
| V . . . . . . | 21,3 | 142 | 19 | 13,4 | 45 | 31,7 | 4 | 2,8 | 16 | 11,3 | 3 | 2,1 | 55 | 38,7 |
| VII . . . . . | 25,6 | 25 | 5 | 20,0 | 9 | 36,0 | — | — | — | — | — | — | 11 | 44,0 |

Полученные результаты показывают, во-первых, что около половины положенных трупов уносится в течение первых суток и, во-вторых, что в жаркое время (в июле) унос трупов животными или их закапывание в землю жуками в основном заканчивается в течение первых суток, тогда как в прохладное время (в апреле) этот процесс продолжается в течение 3 и даже 4 суток потому, что в это время, при т-ре 11—13°, разложение трупов наступает позднее. В соответствии с этим, позднее (лишь на вторые-третьи сутки) прилетают к ним жуки-могильщики. В жаркое время, при т-ре 20°, разложение трупов наступает быстро, уже через 6—12 часов; труп разъедается разными хищными насекомыми или их личинками и через сутки делается негодным для ежей и жуков-могильщиков.

## Животные, участвующие в уносе трупов сусликов

Для установления видового состава животных, участвующих в уносе выставленных нами трупов, при втором варианте опытов делались пылевые площадки. Последние были округлой формы, диаметром 80—100 см. В центре круга диаметром 15—20 см, где выкладывался труп, земля с растительным покровом оставлялась нетронутой. Поверхность остальной части площади освобождалась от растительности, почва размельчалась до состояния пыли и тщательно сглаживалась. Пылевые площадки были сделаны с тем расчетом, что перед тем, как взять труп, животное должно было оставлять там свои следы. Это дало нам возможность по оставшимся на пылевых площадках следам определить виды млекопитающих, участвующих в уносе трупов сусликов. Деятельность же жуков наблюдалась непосредственно. Результаты наблюдений приводим в табл. 4.

Таблица 4

**Видовой состав животных, уносящих трупы**

| Месяцы | Колич. трупов | Из них унесено | | | | | | | Не унесено |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | жуками | ежами | лисицами | собакой | хорьком | птицами | неопредел. видами | |
| IV . . . . . . . . . . . | 54 | 11 | 9 | 3 | 4 | — | — | 5 | 22 |
| V . . . . . . . . . . . | 32 | 7 | 1 | — | — | — | — | 5 | 19 |
| VI . . . . . . . . . . . | 33 | 10 | 5 | 6 | 1 | — | — | 3 | 8 |
| VII . . . . . . . . . . . | 35 | 5 | 10 | — | 2 | 1 | 1 | 4 | 12 |
| Всего . . . | 154 | 33 | 25 | 9 | 7 | 1 | 1 | 17 | 61 |
| В % . . . . . | 100 | 22 | 16 | 6 | 3 | 1 | 1 | 12 | 39 |

В зоне, где мы проводили наши опыты, встречается два вида ежей — ушастый еж (Erinaceus auritus Gmel.) и обыкновенный еж (Erinaceus europaeus L.). В поедании свежих трупов сусликов главную роль играет ушастый еж. Известно, что ежи прожорливые (один ушастый еж весом 300—400 г в течение одних суток поедает до 100—120 г мяса, или одного суслика средней упитанности), очень подвижные ночные животные. В поисках пищи они обегают большую территорию. То явление, что трупы сусликов больше уносятся ночью, мы объясняем главным образом деятельностью ежей. По сравнению с ушастым ежом обыкновенный еж больше питается гнездящимися мелкими птицами и их птенцами.

Лисица Vulpes vulpes L. имеет широкое распространение в нашей зоне. Сусликами и их трупами питается сама и кормит своих детенышей.

В табл. 4 указано, что 3% трупов были унесены собаками. Это бродячие собаки и собаки, охраняющие овец, которые также питаются живыми сусликами и подбирают их свежие трупы.

В последние годы в результате акклиматизации в районе обследования встречалась и енотовидная собака — Nyctereutes procyonoides Gray, которая также может поедать различные трупы в течение всего периода своего бодрствования (зимой она залегает в спячку).

Из жуков-могильщиков в ликвидации трупов сусликов с поверхности степи в изучаемой зоне принимают участие три вида: Necrophorus germanicus L., Necrophorus antennatus Reitt. и Necrophorus vespillo L.

Из этих трех видов жуков-могильщиков самым крупным является Necrophorus germanicus — длина его тела доходит до 40 мм. Он прилетает к трупам сравнительно рано — в солнечные дни лета уже через несколько часов после раскладывания трупов, обычно садится в некотором отдалении от трупа и осторожно подходит к нему. Если труп суслика еще не прогрызен другими насекомыми, то жуки-могильщики приступают к его зарыванию. Эту работу они обычно совершают попарно (по литературным данным — самка и самец). Если труп находится на мягкой почве, то жуки начинают его закапывать, обычно не перемещая с места. Обнаружив находящуюся недалеко от трупа нору грызуна или трещину на поверхности земли, они перетаскивают труп (на расстояние до 1 м труп суслика, до 3 м — трупы мелких мышевидных) туда и там зарывают.

Мы наблюдали, что труп погружается в подрытую жуками почву не только в силу собственной тяжести, но и вследствие усилий жуков: упираясь ногами о землю — к стенкам подкопанной ямки, они спиной постепенно сталкивают труп в подрытую ямку. Перемещение трупа на расстояние происходит таким же образом. В мягкой почве эти жуки могут зарыть труп суслика в течение 8—12 часов на глубину 15 см, а в течение суток на глубину около 30 см.

Вообще трупы жуками зарываются на разную глубину (15—40 см), в зависимости от степени твердости почвы. Нередко при внимательном осмотре можно заметить отдельные части зарытого трупа: хвост, лапки, мордочку или часть туловища, не покрытое землей. Обычно же труп зарывается так, что остается только небольшой бугорок земли. Известно, что зарытые жуками-могильщиками трупы служат пищей для их личинок. Сами же они трупами питаются в тех случаях, когда не удается их зарыть.

В апреле-мае и летом, в прохладные дни после дождей, когда земля мягкая и легко поддается копанию, зарывание трупов жуками-могильщиками происходит интенсивнее.

Остальным двум видам могильщиков — N. anternatus и N. vespillo — удается зарывать трупы сусликов только в тех случаях, когда почва влажная и мягкая и N. germanicus не успевает попасть к трупу. Обычно же эти два вида жуков собираются на трупах и, совместно с другими насекомыми, поедают их. В сухую погоду к ним присоединяется и N. germanicus, который глубоко внедряется в мясистые места на трупе. Все эти три

вида жуков-могильщиков появляются в нашей зоне в период массового пробуждения сусликов и продолжают свою деятельность до осени [2].

В табл. 4 указано, что 39% трупов разлагаются и уничтожаются на местах первоначального их нахождения. По нашим наблюдениям, этот процесс уничтожения трупов происходит в результате совместных действий следующих видов насекомых или их личинок.

1. Муравьи. В нежаркую погоду, через короткое время, иногда через 3—5 минут после размещения трупов на них собираются разные виды муравьев и с нижней, т. е. лежащей на земле стороны, прогрызают кожу, добираются до тканей и внутренних органов, поедая их, пока труп еще относительно свеж. Когда на трупе собирается большое количество муравьев, количество других насекомых на таком трупе уменьшается. Муравьи и хищные жуки, прогрызая кожу трупа, облегчают работу для ушастых ежей, так как последние с большим трудом прогрызают кожу.

2. Жуки, сем. чернотелки — Tenebrionidae, вид Tentyria nomas Pall. рано посещают труп. Здесь же около трупа и на трупе происходит массовое спаривание этих жуков. На трупах сусликов обычно собираются также представители хрущаков (хрущак темный — Tenebrio obscurus F.).

3. Жуки, подсемейство навозников — Coprinae, вид Geotrupes sp., большей частью находятся на содержимом распоротого другими жуками желудка трупа. На трупе иногда собирается большое количество жуков этого вида. Калоед — Onthophagus sp. также часто встречается на трупах и ведет себя, как вышеуказанный навозник.

4. Мухи, сем. Phoridae, вид Chachoneus ophora sp., мелкие мушки, длиной тела около 3 мм. В начале апреля мы находили их на зарытом жуками трупе суслика.

К числу ранних и постоянных посетителей трупа суслика относятся зеленая падальная муха Lucilia caesar L., которая откладывает яйца в массовом количестве не только на трупах, но иногда и на находящихся в капканах живых сусликах, комнатная муха и многие другие. На трупах находятся также карапузики, несколько видов сем. Staphylinidae, которые часто встречаются также в гнездах сусликов и мышевидных грызунов, и кожееды сем. Dermestidae, которые остаются на трупе до полного его уничтожения, наступающего, в зависимости от погоды, весной на 5—8-й день, летом на 3—4-й день.

## Заключение

До сих пор принято считать, что на поверхности степи в ранние утренние часы находится больше трупов грызунов, чем в другое время дня. Полученные нами данные говорят о том, что трупы сусликов уносятся разными животными ночью почти в два раза интенсивнее, чем днем. Благодаря активной деятельности ежей в известной мере ночью происходит очищение степи от трупов, тогда как днем происходит их накопление. Этому способствует также деятельность лисиц, которые обычно более активны утром и вечером. В связи с этим на поверхности степи утром должно быть трупов меньше, чем вечером.

Роль дневных хищных птиц и степных хорьков в уничтожении трупов сусликов незначительна, хотя они и играют весьма важную роль в истреблении живых сусликов.

Вывод о том, что ночью происходит очищение степи от трупов, днем — их накопление, относится к периодам, когда отсутствует массовый падеж сусликов. Когда же под влиянием разных причин происходит массовый падеж сусликов, количество их трупов на поверхности степи становится таким, что превышает потребность в них со стороны ежей

---

[2] Ранней весной, при минимальной суточной т-ре 1—3° и среднесуточной 6—7 уже появляются жуки-могильщики, карапузики, чернотелки, но в это время зелена падальная муха еще отсутствует.

хищников и санитарная роль последних снижается. В таких случаях в степи можно найти много трупов как рано утром, так и днем и вечером. Мнение, что в степи количество трупов павших сусликов бывает больше утром, чем вечером, относится, повидимому, именно к периодам массового падежа сусликов и требует проверки.

Исследователи, обратившие внимание на деятельность жуков-могильщиков с точки зрения эпидемиологии (Скородумов и Шунаев, 1932—1933; Скалон, 1934; Городецкая, 1949) придавали им санитарное значение в том смысле, что, во-первых, поедая и зарывая инфекционные трупы, жуки-могильщики дезинфицируют поверхность земли; во-вторых, в их желудке, как и в желудке жуков-стафилинов, погибают возбудители некоторых инфекционных заболеваний (Скородумов и Шунаев, 1932—1933; Струпницкий, Зудинов, 1939). Но в то же время жуки и млекопитающие, принимающие участие в уничтожении трупов павших грызунов, играют роль, противоположную санитарной, вследствие того, что они могут служить фактором распространения инфекции в связи с той сложной системой прямого и косвенного контакта, который существует между жуками и млекопитающими, уничтожающими трупы. Например, жуки-чернотелки — Tentyria nomas, Tenebrio obscurus, навозники и прочие имеют контакт с трупами сусликов, а суслики, в свою очередь, очень охотно поедают этих жуков; ежи поедают и трупы сусликов, и жуков, находящихся на трупах; ежи часто забегают в наклонные норы сусликов, а последние, в особенности молодые, часто забегают в норы ежей; жуки-могильщики большей частью обитают в норах грызунов (Скалон, 1934; Скородумов, 1937); муравьи часто посещают норы сусликов и гнездятся вокруг ходов их нор и т. д.

Таким образом, все эти животные находятся в контакте как друг с другом, так и с сусликами. Все эти пути контакта в природе, как бы они ни были редки, складываясь, в больших очагах инфекции могут сделаться эффективным фактором распространения инфекции. Однако этот вопрос не может быть окончательно выяснен на основе приведенных данных. Для его дальнейшего решения требуется подробное изучение вышеуказанных насекомых и млекопитающих.

## Литература

Городецкая Т. А., 1949. О роли жуков-могильщиков в процессе уничтожения трупов грызунов, Изв. Иркутского противочумн. ин-та., VII.

Райков Б. Е., Римский-Корсаков М. Н., 1949. Зоологические экскурсии, Учпедгиз.

Скалон В. Н., 1934. Некоторые зоологические находки в юго-восточном Забайкалье, Изв. Противочумн. ин-та, I.

Скородумов А. М. и Шунаев В. В., 1932—1933. О роли жуков-могильщиков и жуков-хищников в эпидемиологии, Сб. работ противочумн. организ. Восточно-Сибирского края.

Ступницкий П. Н., Зудинов И. Г., 1939. Судьба B. pestis в организме жуков-стафилинов, Тр. Рост. н/Д. противочумн. ин-та, L.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# ДОННАЯ ЛОВУШКА — ПРИБОР ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ СНОСА ДОННЫХ ОРГАНИЗМОВ В РЕЧНОМ ПОТОКЕ

**С. М. ЛЯХОВ и Л. Ф. ЖИДКОВ**

**Кафедра общей биологии Куйбышевского государственного медицинского института и Зоологический институт Академии наук СССР**

Явление сноса донных организмов речным потоком и переход их во влекомое и взвешенное состояние в значительной степени определяет динамику речного бентоса. Механическое перемещение бентических организмов принимает особенно широкие размеры во время паводка, когда повышенные скорости течения сдвигают с места вместе с донными отложениями также и населяющих их животных. На отдельных участках реки снос донных организмов может происходить и в межень.

Попытки изучения донного сноса предпринимались на Волге Г. В. Аристовской (1945) и на Мологе — Ц. И. Иоффе (1949). Оба автора проводили свои наблюдения в паводок и обнаружили во всей толще речного потока разнообразную бентическую фауну как типично речную, так и поемную. Аристовская для своих наблюдений применяла сетки Кори типа ВНИРО и мальковые сети Расса, которые она опускала на различную глубину. Стремясь усовершенствовать методику забора проб, Иоффе сконструировала специальный прибор, достаточно тяжелый и снабженный дверцей, благодаря которой можно было точно фиксировать время работы прибора.

Хотя оба автора пытаются подсчитать валовое количество сносимых организмов, однако приборы, использованные ими, дают только качественные показатели. В обоих случаях не учитывался объем профильтрованной через сетку воды. Между тем, как бы ни был редок материал, из которого сшита сетка, он неизбежно должен создавать подпор для фильтруемой воды, вследствие чего во входном отверстии сетки скорость течения будет падать. Довод Г. В. Аристовской о том, что результаты, полученные ею с помощью сетей Кори и Расса, совпадают с тем, что получено обыкновенной планктонной сеткой, говорит не в пользу ее приборов, а против них, так как подпор в планктонной сетке, сшитой обычно из достаточно густого газа, весьма значителен, и перемножение площади входного отверстия сетки на скорость течения для подсчета объема профильтрованной воды дает, несомненно, весьма заниженные результаты.

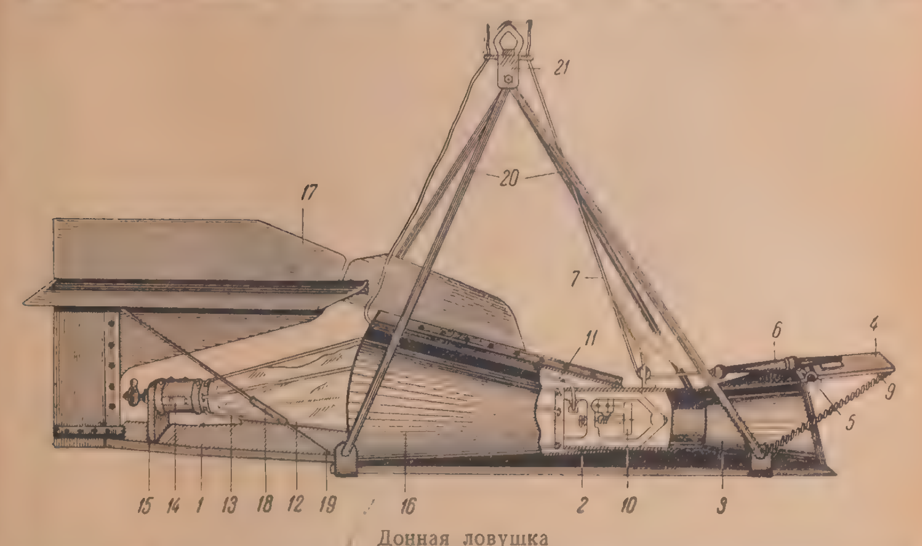
Для изучения сноса донных организмов нами сконструирован прибор, в котором количество прошедшей через него воды учитывается специальной гидрометрической вертушкой, находящейся внутри прибора.

## Описание прибора

Конструкция донной ловушки изображена на рисунке. В основании прибора лежит поддон (*1*) из листовой стали толщиной 13 мм с очертанием в плане по контуру прибора. Благодаря массивному поддону прибор

имеет достаточный вес, необходимый для опускания его в воду в условиях мощного речного потока.

Передняя часть прибора состоит из круглой водомерной трубы (*2*) диаметром 75 мм с раструбом (*3*) впереди. Передний прямоугольный конец раструба срезан наклонно и закрывается клапаном-дверкой (*4*). Ширина прямоугольного входного отверстия — 15 см, высота — 10 см.




**Донная ловушка**

Водомерная труба и передняя часть конусного отражателя изображены вскрытыми. Обозначения деталей устройства см. в тексте

Дверка вращается на шарнирах (*5*), укрепленных на верхней стенке входного отверстия. К дверке приварен рычаг (*6*), к которому привязывается тросик (*7*) для открывания ее. Тросик проходит через блок (*8*), прикрепленный к трубе, и далее, через ушко на подвесном приспособлении прибора идет вверх, на палубу судна, с которого производятся наблюдения. Захлопывается дверка двумя сильными спиральными пружинами (*9*), прикрепленными к поддону. Рычаг дверки и блок для тросика рассчитаны таким образом, что при максимальном натяжении тросика дверка занимает строго горизонтальное положение.

Внутри водомерной трубы установлена гидрометрическая вертушка типа О—Х (*10*), у которой снято защитное кольцо, окружающее лопасти, и отпилена задняя часть, служащая для подвешивания вертушки к тросу. К изолированному контакту вертушки присоединен электрический провод (*11*), прикрепленный к подвесному приспособлению и идущий далее к электросигнализационному устройству, находящемуся на борту судна.

Для процеживания воды, прошедшей через трубу, на конец трубы надевается двояконусная сетка из редкого шелкового газа (*12*), армированная для жесткости металлическим каркасом (*13*) из колец и продольных прутков. На конец сетки с помощью коленчатых пазов надевается стаканчик (*14*) с краником, обтянутый шелковым газом, в котором собирается проба сносимого бентоса и грунтовых частиц, получившаяся в результате процеживания придонной воды через сетку. Каркас сетки крепится к поддону с помощью барашковых винтов, а стаканчик опирается на особую опору (*15*) и прижимается к ней хомутиком.

В целях придания прибору обтекаемости и для создания вокруг сетки «вакуума», на трубе укреплен конусный отражатель (*16*), который создает позади себя разрежение — «вакуум» благодаря отклонению струй потока

по наружной поверхности отражателя. Вследствие искусственного высасывания воды из сетчатого конуса вертушки может работать при малых придонных скоростях течения.

На конусном отражателе и над сеткой укреплен стабилизатор (*17*), состоящий из горизонтального и вертикального рулей, размеры которых соответствуют общему боковому габариту прибора. Стабилизатор крепится двумя тягами (*18*), загнутые концы которых зацепляются за специальные ушки (*19*) на поддоне.

Четырьмя металлическими прутками (*20*), прикрепленными к поддону, прибор подвешивается к серьге (*21*), одеваемой на карабин рабочего троса.

На палубе судна, с которого ведутся наблюдения, имеется электросигнализационное устройство, состоящее из электрического звонка и сухой или аккумуляторной батареи. Провод, идущий от изолированного контакта вертушки, включается в электрическую цепь, в то время как другим проводником является рабочий трос, на котором подвешен прибор.

Прибор изготовлен механиком Куйбышевской артели инвалидов им. М. Расковой А. П. Головиным.

## Порядок работы с прибором

В собранном виде с закрытой дверкой, к которой прикреплен тросик для ее открывания, и с подключенной электросигнализацией прибор на лебедке опускается до дна или в толщу воды на требуемую глубину. Далее тросиком открывается дверка водомерной трубы, причем натяжение тросика должно быть весьма значительным, чтобы преодолеть натяжение сильных пружин, захлопывающих дверку. Важно, чтобы дверка была открыта до отказа и находилась в горизонтальном положении, иначе ток воды в трубу будет неполным.

Звонки, которые начинает давать электросигнализационное устройство тотчас же после открытия дверки, засекаются по секундомеру и записываются в полевой журнал. Необходимая продолжительность работы прибора устанавливается опытным путем в зависимости от количества сносимых организмов, а также количества влекомых наносов, затрудняющих работу прибора. В нашей практике прибор опускался на дно на срок до 5 мин., причем за это время через него проходило от 400 до 700 л воды придонного слоя. Надо полагать, что большую роль при этом играет конусный отражатель, создающий разрежение вокруг сетки.

После подъема прибора на палубу следует ополоснуть струей воды через входное отверстие его трубу, чтобы смыть в сетку задержавшиеся здесь организмы. Далее отпускаются тяги стабилизатора, который отбрасывается наверх, отстегивается хомутик, прижимающий стаканчик к его опоре, и отпускаются барашковые винты, прижимающие каркас сетки к поддону. После этого каркас сетки легко отделяется от поддона и заднего края трубы. Далее сетка ополаскивается в воде, и стаканчик отделяется от сетки. Через краник или через край стаканчика концентрат пробы сливается в материальную банку и фиксируется формалином.

Обработка проб заключается в определении, подсчете и взвешивании скопившихся в стаканчике организмов. Следует иметь в виду, что среди живых влекомых организмов могут быть трупы, которые должны учитываться отдельно.

## Подсчет единичного и суммарного количества сносимых донных организмов

Работы с применением донной ловушки производились нами на Волге в районе г. Куйбышева в летнюю межень 1952 г. одновременно с проведением комплексных работ по изучению биологического стока Волги и

синхронно с гидрометрическими работами. Ловушка опускалась на дно на каждой вертикали гидрометрического створа. Таким образом по створу отбиралась серия проб на расстоянии приблизительно 100 м друг от друга. При подсчете сноса влекомого бентоса используются гидрометрические материалы, получаемые при одновременном замере расхода воды на створе. Количество сносимого бентоса рассчитывается на придонный слой воды толщиной 10 см, т. е. на высоту входного отверстия прибора. «Расход» воды в водомерной трубе в литрах ($q_{тр}$) подсчитывается далее по формуле

$$q_{тр} = v_{тр} \cdot f \cdot t,$$

где $v_{тр}$ — средняя скорость течения в водомерной трубе в дм/сек, $f$ — площадь сечения трубы в дм² (в нашем случае равная 0,45 дм²), $t$ — продолжительность работы прибора в сек.

Единичное количество (или вес) того или иного вида из сносимого бентоса ($A$) в 1 м³ придонной воды рассчитывается далее из пропорции по формуле

$$A = \frac{a \cdot 1000}{q_{тр}},$$

где $a$ — количество особей (или их вес) в пробе.

Сложность подсчета суммарного количества влекомых организмов по всему створу заключается в том, что в обычной гидрометрической практике придонная скорость течения измеряется на расстоянии не менее чем 25 см от дна, а между тем для наших целей необходимо иметь скорость течения снаружи прибора на высоте 5 см от дна. Поскольку в реке мы имеем дело с турбулентным потоком, не будет большой ошибки, если эту скорость снять с эпюры скоростей, замеренных на скоростной вертикали одновременно и рядом с нашим прибором. Сравнение этих скоростей со скоростями внутри водомерной трубы показывает, что, во-первых, кривые распределения по створу придонных скоростей и скоростей внутри трубы в общих чертах совпадают и, во-вторых, падение скорости в трубе, зависящее от подпора сеткой, составляет обычно 10—35%.

Количество влекомого бентоса на промежутке гидрометрического створа между 1-й и 2-й скоростными вертикалями ($n_{1-2}$) вычисляется как произведение средней из придонных скоростей течения на этих вертикалях $\frac{v_{дон\,1} + v_{дон\,2}}{2}$, средней из единичных количеств влекомого бентоса на этих же вертикалях $\left(\frac{A_1 + A_2}{2}\right)$ и расстояния между этими вертикалями в метрах ($B_{1-2}$). Поскольку расчет ведется на придонный слой толщиной 10 см, от этого произведения должна быть взята десятая часть.

В конечном виде этот подсчет можно выразить следующим образом:

$$n_{1-2} = \frac{v_{дон\,1} + v_{дон\,2}}{2} \cdot \frac{A_1 + A_2}{2} \cdot B_{1-2} \cdot 0{,}1 = \frac{(v_{дон\,1} + v_{дон\,2}) \cdot (A_1 + A_2) \cdot B_{1-2}}{40}.$$

Подобным образом производится подсчет для других промежутков створа: между 2-й и 3-й вертикалями ($n_{2-3}$), 3-й и 4-й ($n_{3-4}$) и т. д.

Количество влекомых организмов для отрезков створа, находящихся между крайними вертикалями и урезами правого и левого берегов ($n_{лев.б-1}$ и $n_{n-прав.б}$), в соответствии с принятыми в гидрометрии правилами, берется как половинное значение вычисленной по этой формуле величины.

Суммируя количество влекомых организмов, подсчитанное для отдельных промежутков створа, мы получаем общее количество влекомых организмов данного вида (или их вес) для всего гидрометрического створа.

$$N = \Sigma\,(n_{лев.б-1} + n_{1-2} + \ldots + n_{n-прав.б}).$$

Как показали летние наблюдения 1952 г., в межень сносятся самые разнообразные мелкие организмы бентоса, часто их ювенильные стадии. Среди них встречаются типичные реофилы, обитающие на каменистых и песчаных грунтах волжского дна (из олигохет — Propappus volki, из амфипод — Corophium curvispinum и Dikerogammarus haemobaphes и др., из личинок ручейников — Hydropsyche ornatula, из личинок тендипедид — Cryptochironomus demeijerei и др.), а также формы, чуждые реке, вынесенные в нее из водоемов поймы (из личинок двукрылых — Chaoborus, из тендипедид — Procladius).

Для количественной характеристики данного сноса приводится таблица, в которой даны единичные количества сносимых организмов на вертикалях гидрометрического створа и суммарное количество донных организмов по створу, сносимых в 1 сек.

**Снос донных организмов по створу 14.VII 1952**

| Название организмов | Единичное количество сносимых организмов на вертикалях створа в 1 м³ придонной воды | | | | | | | Суммарное количество организмов, сносимых в 1 сек. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | |
| Nematodes | 2 | — | — | — | — | — | — | 7 |
| Oligochaeta | 2 | — | — | — | — | — | — | 7 |
| Amphipoda | 65 | 12 | — | 1 | — | 3 | — | 351 |
| Ephemeroptera | — | — | — | 1 | 2 | — | — | 18 |
| Odonata | — | — | — | — | — | — | 2 | 16 |
| Trichoptera | 2 | — | — | — | — | 5 | — | 37 |
| Diptera | — | — | — | 1 | 2 | — | — | 18 |
| Tendipedidae | 6 | 2 | 3 | 1 | 2 | 8 | 4 | 123 |
| Всего | . | . | . | . | . | . | . | 577 |

В паводок, когда бентические организмы из влекомого состояния могут переходить во взвешенное, донная ловушка должна применяться во всей толще воды. В этом случае методика суммарного подсчета бентических организмов должна быть в общих чертах сходна с подсчетом расхода взвешенных наносов, применяемым в гидрометрии.

**Литература**

Аристовская Г. В., 1945. О значении сноса донных организмов р. Волги, Тр. Об-ва естествоисп. при Казан. ун-те, VII, вып. 1—2.

Иоффе Ц. И., 1949. К методике изучения сноса бентических организмов рекой и его роль в заселении водохранилищ, Изв. ВНИОРХ, т. 29.

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

# НЕЛЬМА В РЕКЕ ТУРЕ

Н. А. ЯГОДНИКОВ

Нельма — Stenodus leucichthys nelma Pall. является одним из видов, имеющих важное промысловое значение. Естественно, что представляет интерес каждый новый факт, дополняющий знание биологии этого вида.

В пределах ареала, охватывающего все реки бассейна Северного Ледовитого океана, она встречается в прибрежных районах, иногда значительно осолоненных. В ряде мест нельма является полупроходной рыбой, а в ряде мест проводит всю жизнь в реке. В доказательство последнего М. И. Меньшиков (1936 и 1937) приводит факты, свидетельствующие о нахождении всех возрастных групп нельмы в р. Иртыше в пределах Уватского и Вагайского районов. К. В. Смирнова (1945) указывает на наличие жилой формы нельмы в озере Зайсан и р. Черном Иртыше.

По моим наблюдениям, проведенным в течение трех последних лет, можно сделать вывод, что в р. Туре нельма также является местной туводной формой. В июне 1948 г. мной было добыто несколько экземпляров сеголетков нельмы размером от 10 до 13 см в пойменном озере Ембаево, расположенном в 18—20 км ниже гор. Тюмени. В это время озеро уже утратило связь с руслом реки, нельма, следовательно, могла проникнуть в озеро в мае в период половодья. В июне-июле нами неводом добывались сеголетки, одно- и двухлетки в других пойменных озерах, а также и в русле р. Туры. 30 октября нами были добыты шесть экземпляров нельмы в возрасте 4—5 лет в р. Туре в 12 км ниже Тюмени.

В августе 1949 г. в верховьях р. Туры я наблюдал движение крупной нельмы вверх против течения на перекате в 8 км ниже гор. Верхотурья Свердловской области. В этом районе крупную нельму добывают с июня по октябрь включительно. Местные рыбаки говорили, что нельма в этом районе мечет икру в октябре.

Факты, полученные от рыбаков гор. Тюмени и окрестных населенных пунктов, также подтверждают, что нельма в р. Туре является местной рыбой. В июне 1950 г. нельма весом в 22 кг была добыта близ дер. Молчаново Тюменского района. Крупная и средняя нельма ежегодно добывается с весны до осени около деревни Каменка и Мыс, а также в черте гор. Тюмени. Имеются сведения о добыче нельмы около дер. Кулаково зимой. Приведенные факты говорят о том, что в Туре живут все возрастные группы нельмы от сеголетка до половозрелых особей, нерестующих в верховьях реки. Имеющие место более интенсивные передвижения нельмы в августе, сентябре и октябре, связанные с периодом икрометания, повидимому, не носят характер длительных миграций, а имеют местный характер и едва ли простираются дальше Иртыша.

Дальнейшее изучение биологии нельмы, ее пищевых взаимоотношений с другими видами, исследование мест и условий нереста дадут необходимый материал для организации и проведения мероприятий по интенсификации разведения этой ценной промысловой рыбы.

**Литература**

Берг Л. С., 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, I, Изд-во АН СССР.

Меньшиков М. И., 1936. Иртыш в Уватском районе, Изв. Перм. биол. ин-та, X, вып. 4.

Меньшиков М. И. и Ревнивых, 1937. Иртыш в Вагайском районе. Тр. Перм. биол. ин-та, VII, вып. 3—4.

Смирнова К. В., 1945. Нельма в озере Зайсан, Изв. АН Казахской ССР, сер. зоол., № 5.

---

# К ВОПРОСУ О ПЕРЕКЛАДКАХ ЯИЦ МЕЛКИХ ПТИЦ В ОТКРЫТЫХ ГНЕЗДАХ

**А. И. ДЯТЛОВ**

**Московский пушно-меховой институт**

Открытогнездящиеся птицы чрезвычайно неохотно принимают в свои гнезда чужие яйца. Исследованиям в этой области посвящен целый ряд работ различных авторов, но вопрос удачных перекладок яиц решен не был. Мной было произведено около 80 экспериментальных перекладок яиц в открытых гнездах, на основании которых удалось выяснить причины выбраковки птицей чужих яиц и заставить ее высиживать эти яйца. Ниже приводятся некоторые наблюдения и опыты.

При одиночных перекладках птицы всегда перемещают подложенное яйцо из середины кладки на край, где оно не так сильно ломает общую наседную поверхность лежащих в гнезде яиц.

Одиночные перекладки имели успех только в том случае, когда перекладываемое яйцо по размерам и форме наиболее удачно походило на все остальные яйца.

В случае подкладки более мелких яиц, они моментально выкидывались; более крупные, чем вся масса, дольше оставлялись в гнезде птицей. Так, в гнезде жулана (Lanius cristatus) яйца горихвостки садовой (Phoenicurus phoenicurus) и пестрой мухоловки (Muscicapa hypoleuca) оставались всего несколько часов, яйцо же певчего дрозда лежало в гнезде пять дней.

В гнезде пестрой мухоловки путем подкладывания яиц из других гнезд пестрых мухоловок кладка была увеличена до 20 штук. В случае расположения верхнего этажа яиц с образованием ровной наседной поверхности мухоловка спокойно сидела на них. Когда же сверху подкладывались еще два-три яйца, мешающих равномерно обогревать все яйца, птичка старалась распределить их так, чтобы образовалась ровная наседная поверхность, а неуместившиеся свои же яйца выкидывала из гнезда.

Из сказанного ясно, что для того чтобы перекладка была успешной, нужно создать в гнезде ровную наседную поверхность.

Сохранения ровной наседной поверхности можно добиться только путем замены всей кладки яйцами другого вида. Такие перекладки удаются всегда, причем независимо от окраски и с значительным отклонением в размерах подложенных и замененных яиц.

Одиночные перекладки между славками садовой (Sylvia borin) и мельничком (S. curruca) не удаются, но после обмена кладок обе птички нормально вывели и выкормили птенцов.

Вместо светлоголубых яиц луговой чекан (Saxicola rubetra) насиживал бурокрапчатые яйца полевого воробья (Passer montanus). Славка черноголовая (S. atricapilla), у которой из пяти яиц, четыре были заменены воробьиными (более крупными), выкинула оставшееся свое яйцо и высидела воробьиные.

---

# О НОВЫХ ЗООЛОГИЧЕСКИХ НАХОДКАХ В РАЙОНЕ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

Е. Н. ТЕПЛОВА

Печоро-Илычский государственный заповедник

В 1947 г. мной, совместно с В. П. Тепловым, был описан 41 вид млекопитающих, найденных нами в таежной зоне верхнего течения р. Печоры и западного склона Урала в районе Печоро-Илычского госзаповедника.

В 1950 г. список млекопитающих заповедника пополнился еще тремя видами:

1. 24 сентября 1950 г. в дер. Пачгино был найден обыкновенный ушан (Plecotus auritus L.). Местные жители говорили, что такого «нетопыря» встречали, но очень редко.,

2. 28 октября 1950 г. в 8 км от дер. Пачгино, на левом притоке р. Печоры р. Копыле в 5 км от устья охотником Н. А. Лызловым была добыта самка барсука, причем по типу окраски она должна быть отнесена к группе M. m. leptorhynchus M.-E. У нашего экземпляра бурая полоса, идущая через глаз, проходит над ухом, цвет головы грязнобелый, общая длина черепа 126 мм. Барсук был очень жирный: при весе тушки в 6 кг 440 г 2 кг 300 г составлял подкожный жир; внутренние органы все также обложены салом. Желудок и кишечник были пусты. По упитанности зверя и по состоянию еще пищеварительного тракта можно полагать, что он намеревался залечь в спячку. Настоящая находка барсука является первой встречей этого вида в бассейне р. Печоры.

3. Поздней осенью 1950 г. из Троицко-Печорска до дер. Курьи поднялся буксирный пароход с баржей и остался там на зимовку. Через некоторое время в Курье в домах и на складах сельпо появились пасюки (Rattus norvegicus Berk.), которые являются постоянными обитателями с. Троицко-Печорска (225 км ниже дер. Курьи по Печоре). До настоящего времени в селениях, расположенных как на территории заповедника, так и в непосредственной близости от него, пасюка не было. В течение последних 30 лет пароходы зимовали в Троицко-Печорском затоне, тогда как в дореволюционное время в Курье был постоянный затон.

---

# УСЛОВИЯ ОСВЕЩЕНИЯ ПРИ ТЯГЕ ВАЛЬДШНЕПА

О. И. СЕМЕНОВ-ТЯН-ШАНСКИЙ

Зоологический институт АН СССР.

Охотясь весной в окрестностях ст. Вырица Ленинградской обл. (59°22′ с. ш.), я отмечал по часам каждую пролетавшую птицу и параллельно определял освещенность небесного свода с помощью примитивного прибора, выпущенного в 1941 г. под названием «экспозиметр Викар». Он устроен по принципу оптического клина. Для перевода условной шкалы прибора в люксы К. А. Бреев и я провели серию параллельных отсчетов по нему и по люксметру: в последнем освещенность поля сравнивается с яркостью нити лампочки накаливания, горящей при определенном режиме.

Применение грубого прибора не должно вызывать особых возражений, поскольку диапазон освещенности неба в период заката или восхода очень велик: сила света изменяется приблизительно в 1000 раз за 2 часа. По этой же причине при обработке удобнее иметь дело не с числами люксов, а с их логарифмами.

Для более объективной характеристики силы света я вычислил высоты центра солнца над или под горизонтом на каждый час суток; затем

истинное солнечное время было переведено в гражданское III пояса. Оказалось, что между логарифмами люксов и высотами солнца в часы около заката и восхода существует почти прямолинейная корреляционная зависимость: коэффициент корреляции составляет в ясную погоду $+0,94 \pm 0,02$, а в пасмурную $+0,92 \pm 0,03$. По нашим измерениям освещение небосвода в момент заката солнца составляло около 150 люксов в ясную погоду и около 60 в пасмурную.

Самый ранний тянущий вальдшнеп отмечен 22.VI.1947 и 24.V.1947, за 1 ч. 18 мин.— 1 ч. 16 мин. до захода солнца, когда оно находилось на высоте $+6°$-$+7,5°$, а освещенность неба составляла от 3200 до 10 000 люксов, оба раза при ясной погоде — при ярком дневном свете.

Настоящая тяга начинается, когда высота солнца достигает $+2,5°$, что наступает за 28—38 мин. до заката. При ясной погоде освещение в это время около 600 люксов, при пасмурной — около 250 люксов. Тяга кончается при положении центра солнца на —5,5°, что наступает после заката через 50 мин. (30.IV) или 1 ч. 20 мин. (22.VI), когда освещение небосвода составляет, в случае ясной погоды, около 20 люксов. Одиночные вальдшнепы тянут и при почти полной темноте, при положении центра солнца на 8° ниже горизонта и освещении не более 2—4 люксов (30.IV.1946, при небольшой облачности, через 1 ч. 17 мин. после заката; 9.V.1947, в пасмурную погоду, через 1 ч. 24 мин. после заката).

В пасмурную погоду первые тянущие вальдшнепы наблюдаются не раньше, чем в ясные вечера. Однако, в среднем, в пасмурную погоду тяга протекает все же раньше. При ясной или малооблачной погоде 19% всех птиц было отмечено до заката солнца и 81% — после. В пасмурную погоду — 54% до заката и только 46% после. Повидимому, изменения освещения влияют на суточный цикл вальдшнепа, как это известно и для многих других птиц.

Утренняя тяга значительно уступает вечерней. За 10 вечерних наблюдений нами отмечено 103 вальдшнепа (10,3 на один вечер), а за 5 утренних зорь — только 12 птиц (2,4 на одно утро). При этом вся тяга утром смещена на более темный период. Первых вальдшнепов мы отметили на слух 1.V.1946 г. за 1 ч. 57 мин. до восхода, когда солнце было на 11° ниже горизонта и сила света не превышала 2 люксов (был туман), и 10.V.1946 за 1 ч. 53 мин. при высоте солнца — 10° (облачность с просветами). Утренняя тяга заканчивается примерно за 30 мин. до восхода солнца, когда центр его находится еще на 2,5— 4° ниже горизонта при освещении порядка 16—50 люксов. В этом нет ничего неожиданного: как всякое другое животное, вальдшнеп за ночь «привыкает» к темноте и при наступлении рассвета глаз его, очевидно, преувеличивает силу освещения.

А. Н. Формозов передал мне запись своих наблюдений на тяге 30.IV—2.V.1945 близ гор. Загорска Московской обл. (56° с. ш.). Я вычислил высоты солнца и для этой серии наблюдений, причем отмеченная выше закономерность в размерах вечерней и утренней тяги полностью подтвердилась: за два вечера отмечено 32 птицы, за два утра — только 9. Вечерняя тяга проходила при высоте солнца от — 1,5 до — 14,5°, начинаясь через 6 мин. и заканчиваясь через 2 ч. 24 мин. после заката, утренняя — при высоте солнца от —10 до —5°, начинаясь за 1 ч. 25 мин. и заканчиваясь за 36 мин. до восхода солнца. В Московской области как будто вся тяга несколько смещена на ночь, кроме того утром она проходит при таком же освещении, как и вечером.

**Литература**

Калабухов Н. И., 1940. Суточный цикл активности животных, Усп. совр. биологии, т. XII, вып. 1.

Светозаров Е. и Штрайх Г., 1940. Свет и половая периодичность у животных. Усп. совр. биологии, т. XII, вып. 1.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 5

# РЕЦЕНЗИИ

Сборник работ **«АККЛИМАТИЗАЦИЯ НЕРЕИС В КАСПИЙСКОМ МОРЕ»** под редакцией проф. В. Н. Никитина, Изд-во Моск. об-ва испыт. природы, 1952, 372 стр.

Удачно закончившийся опыт вселения азовских нереид в Каспийское море представляет крупное событие в нашей гидробиологической науке и одновременно — в методике ведения рыбного хозяйства в СССР. Впервые была научно обоснована и на деле осуществлена мысль об улучшении кормовой базы рыб крупного бассейна путем обогащения фауны его кормовых беспозвоночных. Теперь перед нами лежит подробный отчет об обширных исследованиях, проведенных для выяснения биологических и рыбохозяйственных итогов переселения.

Мысль о пополнении фауны Каспия кормовыми для рыб животными из других морей была впервые высказана Л. А. Зенкевичем еще в начале 30-х годов и осуществлена им совместно с большим коллективом работников, при участии ряда научных и научно-практических учреждений.

Сборник открывается вводной статьей Л. А. Зенкевича, излагающей теоретические предпосылки, положенные им в основу опыта акклиматизации нереис в Каспийском море.

Первое положение, из которого он исходит,— наличие значительной напряженности в пищевом балансе бентоядных рыб северного Каспия. Это положение автор убедительно обосновывает всеми предшествующими работами по северному Каспию; оно подтверждается также и рядом фактов, приведенных в рассматриваемом сборнике. Вместе с автором можно принять, что бентос северного Каспия настолько полно используется рыбами, что увеличение его биомассы путем искусственных мероприятий должно дать хороший хозяйственный эффект.

Далее Л. А. Зенкевич выдвигает гораздо более спорное положение об экологической неполноценности большинства представителей коренной каспийской фауны по сравнению с наиболее эвригалинными представителями средиземноморской фауны, процветающими в Азовском море. Как известно, против экологической неполноценности каспийцев энергично возражает лучший знаток каспийских элементов азовской фауны, Ф. Д. Мордухай-Болтовской: каспийцы обладают не меньшей плодовитостью, такой же способностью образовать густые поселения, как и средиземноморцы. Если они и уступают этим последним в эвригалинности, то лишь в воде океанического состава, в каспийской воде многие из них являются практически эвригалинными. Кроме того, если бы коренные каспийцы отличались недостаточной жизненностью, вряд ли они могли бы прокормить то рекордное количество рыб-бентофагов, которое дает северный Каспий.

Впрочем, для обоснования целесообразности акклиматизации нереис в Каспии соображение об экологической неполноценности коренных каспийцев не является необходимым. Более существенным в этой связи является другое обстоятельство. Неполноценными являются не отдельные виды коренных каспийцев — неполноценной является каспийская фауна в целом и, в связи с этим, биоценологическая структура каспийского населения. Существенным обстоятельством является однообразие каспийской фауны по сравнению с фаунами океанических бассейнов. Отсутствие многих групп животных и малое число видов в имеющихся группах ведет к отсутствию очень многих жизненных форм, к отсутствию достаточного количества специализованных видов, к незаполненности множества экологических ниш, к недоиспользованию или даже неиспользованию многих источников существования и в итоге — к пониженной интенсивности круговорота веществ в водоеме, к недозаселенности и даже незаселенности многих стаций. Не в том дело, что каспийцы обладают малой жизненностью, а в том, что каспийское население экологически недостаточно дифференцированно.

С этой точки зрения еще более крайний случай представляет Арал со своими шестью моллюсками и единственной гаммаридой, составляющими весь первичноводный макробентос водоема.

Именно эта бесспорная неполнота фауны и ненасыщенность биоценозов и являются, с моей точки зрения, главным теоретическим доводом в пользу необходимости планомерного вселения новых, хозяйственнополезных животных в состав фауны Каспия и Арала, а не спорная экологическая неполноценность коренных каспийцев.

Нечто в этом роде Л. А. Зенкевич имел в виду, говоря, что существенной деталью теоретической стороны дела было убеждение в пластичности морских природных биоценозов, в слабом их противодействии вселению новых компонентов. В приложении к Каспию и Аралу это убеждение вполне справедливо, и потому в данном случае оно привело автора к правильным практическим выводам. В общей же форме это положение представляет полуистину: в действительности, чем сложнее, чем насыщеннее, чем «комплектнее» биоценоз, тем труднее в него внедрить чуждые элементы, тем больше приходится для этого затрачивать усилий. Это ясно видно на лучше изученных примерах наземных фитоценозов; вероятно, не иначе обстоит дело и в море.

После обоснования целесообразности и возможности введения в состав каспийской фауны новых элементов, автор ставит вопрос о правильном выборе первоочередных объектов акклиматизации. Здесь Л. А. Зенкевич формулирует ряд интересных и полезных обобщений; в частности, он использует такие понятия, как потенциальный ареал вида и акклиматизационный фонд, и приходит к правильному выводу, что для обогащения фауны Каспия ближайший и богатейший акклиматизационный фонд представляет фауна Азова. Далее, он различает два возможных типа акклиматизации, отличающиеся друг от друга по характеру биоценотических отношений, в которых окажется акклиматизуемая форма в новом ареале: акклиматизация замещения и акклиматизация внедрения. В последнем случае вселяемый организм не становится в положение острой борьбы ни с кем из аборигенов и в основном замещает пустующую экологическую нишу.

Я особо подчеркиваю эти обобщения, так как они являются первым началом теории акклиматизации в приложении к водным объектам.

Для Каспийского моря автор справедливо отдает предпочтение акклиматизации внедрения перед акклиматизацией замещения, что находится в большем соответствии с представлением о неполноте каспийской фауны, чем с мнением об экологической неполноценности отдельных видов каспийских автохтонов. И здесь автор прежде всего подчеркивает отсутствие в Каспийском море крупных детритоядных полихет, играющих громадную роль в донных биоценозах Азова и в питании азовских рыб. Таким образом, возникает мысль о переселении в Каспий массовой полихеты Азовского моря — Nereis succinea.

Далее автор выдвигает восемь чисто практических требований, которым должны отвечать кормовые беспозвоночные, включаемые в акклиматизационный фонд, предназначенный для обогащения фауны Каспийского моря: 1) способность жить в воде Каспийского моря; 2) высокие кормовые качества; 3) способность к массовому развитию в новом месте обитания; 4) быстрый темп роста и большая плодовитость; 5) наличие по отношению к ним потребителей среди промысловых рыб Каспия; 6) отсутствие существенного отрицательного воздействия на имеющихся на месте кормовых животных; 7) незараженность опасными паразитами; 8) способность выдержать будущие колебания режима Каспия.

Дальнейшая часть статьи в основном посвящена доказательствам в пользу того, что N. succinea обладает всеми перечисленными качествами — тем доказательствам, которые имелись налицо к моменту пуска N. succinea в Каспийское море. Часть этих доказательств почерпнута из полевых наблюдений черноморско-азовских исследователей, часть — из предварительных экспериментов, поставленных автором и его сотрудниками.

В целом вводная глава излагает тот круг идей и ту рабочую гипотезу, проверку которой представляет эксперимент пуска нереис в Каспийское море вместе с последующим изучением их судьбы в новом водоеме и тех сдвигов, биологических и хозяйственных, которые вызовет их вселение.

Итогам эксперимента посвящены все остальные статьи сборника. Три работы (Г. М. Беляева; Е. А. Яблонской; А. Ф. Карпевич и Ф. В. Осадчих) дают в своей совокупности прекрасный очерк экологии и популяционной биологии N. succinea после переселения. Г. М. Беляев описывает годовой цикл роста, размножения и возрастного состава популяции окрестных вод острова Тюленьего, биологию размножения, плодовитость, суточный прирост веса тела у червей разного возраста, суточный прирост биомассы нереис на 1 м² площади дна и пр. Далее, он устанавливает, что наиболее чувствительными к пониженным соленостям являются половые продукты нереис, в силу чего личинки могут заноситься и поселения червей возникать в таких местах, где размножение червей благодаря низким соленостям невозможно. Он устанавливает также массовое выедание нереис в летние месяцы рыбами и, по материалам Н. Ю. Соколовой, потребление осетровыми большого количества неполовозрелых особей, как правило не покидающих своих норок. С точки зрения акклиматизационной его работа подтверждает большую плодовитость, скорость роста, способность образовывать густые поселения и, отчасти, сильную выедаемость рыбами червя в условиях Каспийского моря.

Работа Е. А. Яблонской представляет весьма тщательное и разностороннее исследование биологии питания нереис, приводящее автора к совершенно правильному выводу, что это животное специализовано на питании поверхностной пленкой грунта со всеми содержащимися в ней мелкими животными, растениями и детритом. Малое количество органических веществ в грунте компенсируется большим количеством пропускаемого через кишечник грунта (2,5—3,5-кратным весу тела червя). С акклимати-

зационной точки зрения имеет значение тот факт, что в естественных условиях нереис почти не выедает живущих рядом с нею других представителей макробентоса и этим путем не оказывает отрицательного влияния на пищевые ресурсы рыб. Конкурирует ли она с кем-нибудь из коренных каспийцев из-за пищи и в какой мере, сказать трудно, так как питание этих последних мало изучено. Но если такая конкуренция и существует, вряд ли она имеет значение: Nereis в Каспии поселилась на органогенных илах, органические вещества которых явно недоиспользуются местными илоедами.

Работа А. Ф. Карпевич и Ф. В. Осадчих содержит данные о влиянии на нереис грунта, солености и кислородного дефицита. Особенно интересно указание авторов, что из всех кардид северного Каспия только для Monodacna edentula и Didacna trigonoides ареалы их распространения лежат в одной солевой зоне с ареалом нереис, но и здесь излюбленные грунты червя и обоих моллюсков не вполне совпадают. Все это указывает, каким образом, при разнообразии условий Каспийского моря и относительной бедности его фауны, особенно показанной является здесь именно акклиматизация внедрения (см. выше, в статье Л. А. Зенкевича), направленная на заселение недозаселенных стаций и на использование недоиспользованных жизненных возможностей.

К экологическим статьям примыкает и работа Е. Н. Боковой, содержащая обоснование примененной авторами методики перевозки нереис из Азовского моря в Каспий. Помимо своего чисто практического значения, эта работа содержит интересные сравнительнофизиологические указания на наличие в числе конечных продуктов азотистого обмена нереис больших количеств нитритов и аммиака.

Биоценологическая сторона вопроса рассмотрена в статье Я. А. Бирштейна и Н. Н. Спасского — «Донная фауна Каспийского моря до и после вселения N. succinea». Авторы используют громадные материалы количественного учета бентоса за 1935—1949 гг., собственные и литературные, и дают чрезвычайно содержательный анализ[1]. Они описывают катастрофическое падение биомассы бентоса в 1936—1940 гг. и последующее ее восстановление, протекавшее параллельно с расселением Nereis. К 1946 г. ареал нереис в северном Каспии уже стабилизовался, ее густые поселения заняли мягкие грунты при соленостях в 4—5‰ и выше, т. е. места, очень слабо использовавшиеся коренной каспийской фауной. В июне на долю нереис приходится $^1/_4$—$^1/_3$ всей калорийности бентоса северного Каспия. В течение лета происходит интенсивное выедание нереис рыбами. Широкое распространение нереис получила также на малых глубинах среднего и южного Каспия. Все имеющиеся данные говорят о том, что опыт акклиматизации внедрения удался вполне, что нереис сильно размножилась в Каспии и не вытеснила никого из коренных каспийцев.

Изменениям в питании бентоядных рыб, вызванным вселением нереис, посвящены статьи Я. А. Бирштейна и Н. Ю. Соколовой. Обе статьи также основаны на громадном материале; из богатого их содержания мы остановимся только на вопросах, непосредственно связанных с результатами акклиматизации. После вселения нереис состав пищи осетровых сильно изменился: в 1948—1949 гг. нереис заняла первое место в их рационе (в среднем для всего северного Каспия). В связи с получением доступа к новому источнику калорийной пищи увеличились рост и упитанность осетровых, что специально биометрически доказано для севрюги (статьи Г. М. Беляева и Я. А. Бирштейна). Со времени вселения нереис непрерывно растут уловы осетра, тогда как вобла и лещ такой картины непрерывного роста уловов не дают: уловы леща к 1949 г. успели только восстановиться до уровня 1936 г., уловы воблы еще далеко не достигли этого уровня (Я. А. Бирштейн). Очень соблазнительно, вслед за авторами, сопоставить с этими особенностями многолетнего хода уловов воблы и леща то обстоятельство, что лещ отчасти перешел на питание нереис, хотя в гораздо меньшей степени, нежели осетровые, вобла же использует нереис в ничтожной степени. По данным Е. А. Цихон, на питание нереис в значительной мере перешел целый ряд бычков, что в условиях Каспийского моря имеет, главным образом, косвенное хозяйственное значение, поскольку бычки являются отчасти конкурентами, отчасти пищей ряда промысловых рыб.

Итак, вполне ощутимым практическим результатом пересадки нереис в Каспийское море является несомненное увеличение и улучшение кормовой базы осетра и севрюги и менее ясно ощутимым — некоторое улучшение условий питания ряда других рыб. И хотя в подобных вопросах надо проверять и проверять, но сегодня трудно не согласиться с авторами сборника и не признать, что первый опыт акклиматизации беспозвоночных в Каспийском море с целью улучшения пищевой базы промысловых рыб увенчался успехом.

На частных недостатках и достоинствах сборника, не влияющих на оценку результата акклиматизации нереис в Каспийском море, я, за недостатком места, не останавливаюсь.

*В. Н. Беклемишев*

---

[1] Некоторую расплывчатость их описаниям придает неиспользование авторами понятия биоценоза. Напомню ту четкость и наглядность в описании донной жизни Черного моря, которой добился С. А. Зернов, используя это понятие.

А. М. ЯКОВЛЕВА, **ПАНЦЫРНЫЕ МОЛЛЮСКИ МОРЕЙ СССР**, в серии «Определители по фауне СССР», № 45 (Малая фауна, № 14), издаваемой Зоологическим институтом АН СССР, Изд-во АН СССР, 1952, 107 стр. с 11 табл. рис. (одна в красках) и 53 рис. в тексте.

Зоологический институт Академии наук СССР за последнее время усилил издание серии определителей по фауне СССР, в частности по фауне наших морей. За два последние года вышло четыре выпуска: по морским звездам (1950), веслоногим рачкам (1950), бокоплавам (1951) и, наконец, рецензируемый — по панцырным моллюскам.

Группа эта очень небольшая, играющая малозаметную роль в жизни моря, и может встать вопрос, нужно ли было издавать по ней целую, довольно объемистую книгу. На этот вопрос, по-моему, ответ может быть только один — конечно, нужно. Громадный размах исследований наших морей, которые с каждым годом все расширяются и расширяются, требует, чтобы они охватывали всю фауну изучаемого района. Это можно сделать только в том случае, если возможно правильно определить найденных животных, ибо прав акад. Е. Н. Павловский, говоря, что «всякая научная и практическая работа на зоологическом материале начинается с определения вида животного, которое является предметом исследования, и это определение, само собой разумеется, должно быть правильным»[1]. Для этого необходима соответствующая литература, и правильно делает Зоологический институт Академии наук СССР, что в плане своих определителей «не чурается» небольших и практически не важных групп, а старается дать определители по всем группам.

Переходим к конкретному рассмотрению рецензируемой книги. Как принято в данной серии, помимо определительных таблиц отрядов, семейств, родов и видов, в книге имеется довольно объемистое «Введение», охватывающее 47 стр. (из общего числа 107). «Введение» заключает в себе морфолого-анатомический очерк на 12 стр., достаточно богато иллюстрированный, правда, в основном не оригинальными, а заимствованными рисунками, небольшой очерк по биологии хитонов, так же небольшой обзор их филогении и большой (на 17 стр.) обзор их географического распространения. Этот последний является, пожалуй, центральной частью всей книги. «Введение» заканчивается очень полезным разделом по методике определения хитонов и списком литературы в 107 названий, охватывающим литературу, начиная с Линнея (1758) до последних дней. В систематической части автор приводит 41 вид и 1 разновидность, причем из числа этих видов 11, т. е. примерно 25%, являются новыми для науки и описываются автором. А. М. Яковлева устанавливает, кроме того, и 2 новых рода (Gurjanovillia и Lophyrochiton). Описание такого большого числа новых видов, кстати сказать, выполненное автором очень тщательно, показывает, насколько слабо была изучена фауна хитонов наших морей и как своевременна рецензируемая работа.

Автор очень подробно описывает распространение хитонов по отдельным нашим морям. Этот обзор отчетливо выявляет, во-первых, что среди наших морей основными местами обитания хитонов являются дальневосточные моря: из 41 вида 37, т. е. примерно 90%, встречаются в этих морях, причем 22 вида (а не 23, как указывает автор,— см. ниже) являются их эндемиками. Во-вторых, он выявляет две характерные черты этой группы — резкую стеногалинность и большую стенотермность (в наших северных морях всего 7 видов хитонов, в Черном море только 2, в Азовском, Каспийском и Аральском морях они отсутствуют).

Несмотря на в общем очень положительное впечатление, которое производит рецензируемая книга, она имеет и ряд дефектов, главным образом, во «Введении». Во-первых, очень кратко и главное сухо изложена биология хитонов; чувствуется, что автор имел дело в основном с фиксированным материалом и использовал литературные данные, а сам мало наблюдал хитонов. Во всем этом разделе, правда, как уже указывалось, очень кратком (всего 2 стр.), ни разу не упоминаются хотя бы небольшие наблюдения самого автора.

Очень слаба заметка (по-другому ее не назовешь) по филогении. Ведь сказать, как говорит автор (стр. 23): «Несомненно, что хитоны, как и все остальные моллюски, произошли от тех первичных моллюсков, которые дали начало развития всему типу. Но своеобразная организация хитонов.., заставляет предполагать, что они рано отделились от основного ствола филогении типа моллюсков»,— это, по сути говоря, ничего не сказать. Это ведь просто фраза из примитивного учебника зоологии.

Глава о географическом распространении, как уже говорилось, наиболее обширна во «Введении». Ряд выражений и высказываний автора в этой главе вызывает недоумение и возражения. Как понять, например, автора, когда он говорит (стр. 24) о «4 районах концентрации» хитонов в Баренцовом море.

Далее непонятно, почему автор (правда, ссылаясь на мнение Е. Ф. Гурьяновой) считает (стр. 26), что «в самом бассейне Белого моря имеются все условия для развития богатой морской фауны» (разрядка моя.— *Г. А.*). Думается, что в столь категорической форме заявлять об этом едва ли стоило. Непонятно, почему Tonicella marmorea трактуется по происхождению как северотихоокеанская форма и

[1] Зоол. журнал, 1952, вып. 2, стр. 170.

поэтому, относится автором в Белом море к реликтовому бореальному северотихоокеанскому комплексу. Как указывает сам автор (стр. 64), давая характеристику распространения этого вида, вид этот арктическо-бореальный, очень широко распространенный как в Атлантике, так и в Тихом океане.

Далее непонятно, почему хитоны Черного моря (всего 2 вида) имеют субтропический характер (стр. 37). Ведь до этого (стр. 36) автор, давая зоогеографическую характеристику обоим встреченным в Черном море видам, указывает, что они бореальные виды, широко распространенные в северной части Атлантики от западного побережья Норвегии до Средиземного и Мраморного морей включительно.

Таким образом, как мы видим, в сводке зоогеографических построений автор допускает ряд не особенно существенных, но все же недочетов. Из более мелких промахов укажу на путаницу в распространении Lophyrochiton albus var. infuscatus. На стр. 38 этот вариетет трактуется как эндемик дальневосточных морей, а на следующей стр. 39 в общей таблице распространения он указывается, кроме Охотского и Берингова морей, еще в Карском море Лаптевых и Чукотском. Такое же распространение, правда, без Карского моря, дано и в описании этого вариетета (стр. 104). Таким образом, из эндемиков дальневосточных морей его приходится изъять.

*Г. Г. Абрикосов*

## В. П. ДЕРБЕНЕВА-УХОВА, МУХИ И ИХ ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ, Москва, 1952, 271 стр.

Книга проф. В. П. Дербеневой-Уховой отвечает давно назревшей потребности. До сих пор мы не располагали солидной сводкой по синантропным мухам, наносящим тем или иным путем существенный ущерб человеческому здоровью. Между тем именно у нас, еще классическими работами И. А. Порчинского было положено начало данной отрасли медицинской энтомологии. В наше время над проблемой синантропных мух работают десятки энтомологов и эпидемиологов, и соответствующая литература разрослась необычайно. Статьи по биологии мух и их практическому значению рассеяны по многим биологическим и медицинским журналам, чем сильно затрудняется их использование. Поэтому следует приветствовать издание рецензируемой книги.

Построение книги значительно отличается от традиционного. Уже в самом начале (часть первая) автор дает оригинальную экологическую классификацию синантропных мух, притом с двух точек зрения: во-первых, по характеру имагинального питания, во-вторых, по особенностям связи мух с человеком и его хозяйством. Обе эти системы, при всей их приблизительности (чего не отрицает и автор), безусловно полезны для ориентировки в объектах, подлежащих рассмотрению. (К сожалению, в первой системе, говоря о питании, автор не подчеркнул, что речь идет только об имагинальном питании мух, но не о питании вообще). Вторая система, опираясь на степень связи мух с человеком и домашними животными, предусматривает три категории объектов — постоянных обитателей населенных пунктов, видов переходного характера и видов полевого или пастбищного типа. Нам думается, что среднюю категорию было бы правильнее назвать амфибионтами, так как их одновременное существование в природе и в населенных пунктах говорит о большой пластичности этих видов, а также и о том, что они постепенно «переходят» в города, становясь истинными синантропами. Едва ли можно думать, что синантропные виды Musca, Muscina, Lucilia, Calliphora в дальнейшем полностью выпадут из условий дикой природы, сосредоточиваясь в поселках и в городах. Следует отметить, что данная глава (гл. III) написана слишком сжато. Учитывая большой принципиальный интерес обобщенных в ней данных, мы находим, что ее следовало бы расширить.

Вторая часть книги (анатомо-физиологический очерк) производит на нас двойственное впечатление. С одной стороны, в ней содержится много новых данных, принадлежащих автору и его сотрудникам, особенно же по строению и развитию половой системы самок, а также по строению трахейной системы. С другой стороны, очерк не обладает достаточной полнотой, а кроме того, грешит значительными неточностями. Основной дефект состоит в том, что данные, относящиеся к семействам Muscidae и Calliphoridae, сообщаются вперемешку. Между тем эти две группы мух подчас значительно отличаются друг от друга по своей организации. Говоря о строении и функции хоботка, автор приводит строение хоботка Musca domestica, а мускулатуру и функцию — Calliphora erythrocephala. Схема трахей и [illegible] дается для Calliphora, а строение ноги — для Musca, пищеварительной трубки — в первом [illegible] для Musca и Stomoxys, а строение ректальных желез — для Calliphora. Все последующие данные также преимущественно относятся только к Muscidae. В результате такого смешения у читателя не получается достаточно отчетливого представления об организации Muscidae и Calliphoridae.

Из других погрешностей второй части отметим следующее. В описании схемы хоботка отсутствует существенная часть — [illegible]. Здесь же (и в других местах) [illegible] смешивается с [illegible]; это неправильно, так как [illegible] — [illegible], а [illegible] — анатомическое. Не говоря уже о том, что [illegible] состоит далеко не из одного [illegible]. Опорные элементы псевдотрахей называются то дужками, то

полукольцами (стр. 21), между тем как в анатомической терминологии, во избежание путаницы, надо соблюдать полную строгость. Автор неправильно называет жужжальца «остатками» второй пары крыльев. Ведь жужжальце — специальный орган; другое дело, что он выработался из крыла. Гипопигий описан так кратко, что из описания нельзя составить понятия об его строении. Между тем этот орган очень важен хотя бы для диагностики видов. Чрезмерно кратко описан и кровеносный аппарат. Ректальные «железы» (стр. 33) лучше называть папиллами. На стр. 37 сказано, что воздушные мешки «заполняют свободное пространство полости тела при сокращении внутренних органов», причем автор приводит в качестве примера такого «сокращения» маленькие яичники молодой самки (?). Едва ли можно сказать о диафрагме, что она состоит из соединительной ткани и крыловидных мышц. Corpus allatum неправильно называется corpus allatus (стр. 40). Вопреки автору, мы не представляем, чтобы семенник был одет «хитиновой капсулой» (стр. 42). В описании личинки неправильно отождествляются стигма и дыхательная пластинка (стр. 60). Кроме того, описание личинки отличается чрезмерной краткостью; особенно кратко изложена физиологическая сторона организации.

Очень важные сведения приводятся в отношении женской половой системы, а также — дыхательной. Эти данные, сопровождаемые многочисленными и очень хорошо выполненными оригинальными рисунками, делают возможной возрастную диагностику имагинальной фазы, что, в свою очередь, позволяет решить существенную для практики задачу — определение возрастного состава популяции мух.

Центральным по объему и значению разделом книги следует считать третью часть, посвященную обзору экологии и эпидемиологического значения синантропных мух. В этой части удачно обобщены результаты интенсивной работы наших исследователей за два последних десятилетия. Материал данной части излагается, прежде всего, по объектам, в порядке естественной системы синантропных мух. Наибольшее внимание уделено комнатной мухе, что вполне оправдано как значением этого вида для человека, так и степенью его изученности по сравнению с другими синантропными видами. Что касается других, то среди них наиболее выделены домовая муха и осенняя жигалка.

При чтении этой части книги сразу бросается в глаза, что она написана мастером своего дела, притом в значительной степени по собственным данным. Читатель получает очень ясное представление о жизненном цикле комнатной мухи, об условиях существования различных фаз вида, о поведении личинки и имаго, о том вреде, который этот вид наносит здоровью человека. Из числа внешних факторов развития наиболее подробно разобраны факторы температурный и пищевой, т. е. как раз наиболее существенные. Кстати сказать, в отношении питания и влияния температуры больше всего и было сделано за последние годы. Очень большое внимание автор уделяет также сезонным колебаниям численности и экологическому распределению комнатной мухи. Биологические особенности везде, где это возможно и уместно, связываются с эпидемиологическим значением вида. Это особенно касается вопросов питания имаго разлагающимися веществами, выбора субстрата для откладки яиц, характера распределения мух по территории населенного пункта. Таким образом, вся экологическая сторона дела подготавливает читателя к должному пониманию и правильной оценке того вреда, который комнатная муха наносит здоровью человека. Имеется и специальный раздел, посвященный этой теме. Здесь автор показывает, почему именно комнатная муха стала опаснейшим переносчиком возбудителей инфекционных кишечных заболеваний. Тем самым автор дает представление и о мерах противодействия этому важнейшему для человека виду. В данном разделе особый интерес имеют новые данные автора о «цепочках» заболеваний дизентерией в городских условиях, т. е. о тех случаях, когда заболевания распространяются из дома в дом, из улицы в улицу. Здесь особенно демонстративна связь заболеваемости с передвижением инфицированных возбудителем дизентерии мух. При всем том автор занимает умеренную позицию в вопросе о роли численности мух как механических переносчиков кишечных заболеваний. Анализируя эпидемический процесс, он объективно учитывает и все прочие его «параметры», в частности, такие, как сезонность и активность мух, а также «гигиенические навыки» населения и пр. Для иллюстрации связи заболеваемости тифом и дизентерией с одной стороны, и численностью мух, с другой, приведены очень показательные кривые из работы Р. А. Ванской.

Помимо сведений о комнатной мухе, приводятся биологические и эпидемиологические сведения еще о нескольких десятках видов синантропных мух. В соответственных биологических и эпидемиологических характеристиках, иногда очень кратких, автор исходит из удельного веса рассматриваемых видов. Впрочем, скудость приводимых данных сплошь и рядом зависит просто от недостаточной изученности тех или иных видов.

Наши критические замечания по третьей части немногочисленны и имеют лишь второстепенное значение.

Нам осталось непонятным, почему автор считает «неизвестной» продолжительность жизни комнатной мухи в природе (стр. 94). Казалось бы, что метод возрастной диагностики, которым так широко пользуется сам автор, дает твердое основание для определения искомой длительности жизни. Нехорошо звучит в дословной передаче английское выражение «зона комфорта» (стр. 97). Муха не «выпускает» хоботок

(стр. 102), а «выдвигает» его. Режут глаз и «бродящие запахи» (стр. 105). На стр. 112 мы усматриваем у автора некоторую противоречивость. Если южный подвид комнатной мухи (vicina), по утверждению автора, в противоположность северному подвиду (domestica) охотно использует для откладки яиц «наиболее влажные субстраты» (например, коровий навоз или помет), то почему же южный подвид «чаще использует помет и отдельные порции faeces, чем северный подвид»? Не заключается ли суть дела в других экологических особенностях названных подвидов, тем более, что и сам автор несколько ниже говорит о доминирующем значении температурных условий? На стр. 158 имеется досадная опечатка: вместо «плотности» сказано «плоскости». В экологическом очерке имаго осенней жигалки (стр. 186) нами замечено противоречие: сначала говорится, что эта муха предпочитает в качестве объекта нападения рогатый скот, а несколько ниже сказано, что ее отношение к рогатому скоту и лошадям одинаково. Тот же вид мухи сначала характеризуется как холодолюбивый (стр. 190), а далее — как имеющий южное происхождение. Следовало бы пояснить, в чем тут дело. На стр. 192 нехорошо сказано: «...эта муха является потенциально высоким носителем лепрозной палочки». В роде Calliphora, вопреки утверждению автора (стр. 196), известно более трех видов.

Заключительная часть книги, трактующая вопросы борьбы с мухами, составлена, на наш взгляд, удачно. Рекомендуемая система мероприятий по борьбе с синантропными мухами хорошо продумана, и чувствуется большой личный опыт автора в вопросах практического порядка, позволивший ему дать настоящую систему мероприятий, а не набор таковых, как это часто случается. Из необозримого множества предлагавшихся разными авторами препаратов и приемов отобраны лишь действительно эффективные, причем в заключительной главе сделана дифференциация мероприятий применительно к конкретным условиям и объектам. Рекомендуя ДДТ как один из самых мощных инсектицидов, автор в то же время предупреждает пользующихся этим препаратом о возможности наследственного привыкания к нему мух. В противоположность иностранным исследователям, пытающимся истолковать данное явление с морганистской точки зрения («отбор мутаций»), автор видит в факте привыкания проявление общего биологического закона наследуемости приобретаемых свойств. Кстати сказать, справедливость своего толкования автор подтверждает и собственными экспериментальными данными.

Книга В. П. Дербеневой-Уховой, бесспорно, сыграет большую роль в важнейшем деле организованной борьбы с инфекционными кишечными заболеваниями. Мы не сомневаемся в том, что эта книга найдет широкое распространение среди врачей-эпидемиологов и дезинфекционистов, равно как и среди энтомологов. Помимо этого, она представит большой интерес и для биологов других специальностей, поскольку содержит много общеинтересных данных биологического порядка и посвящена обычнейшим объектам — спутникам человека.

*Е. С. Смирнов*

Г. П. ДЕМЕНТЬЕВ, **ПТИЦЫ ТУРКМЕНИСТАНА**, Изд-во Академии наук Туркменской ССР, Ашхабад, 1952, 546 стр., 18 рис.

Среди зоологических работ, появившихся в последней четверти прошлого столетия и сыгравших важную роль в познании природы Средней Азии, особое место по научной значимости занимает известная книга выдающегося исследователя животного мира Турана и Ирана Н. А. Зарудного — «Орнитологическая фауна Закаспийского края», — опубликованная в 1896 г. Со времени выхода книги Зарудного, уже давно ставшей библиографической редкостью, прошло более полувека. За это время наши знания в отношении птиц Туркмении продвинулись далеко вперед, в особенности за годы советской власти, благодаря широкому размаху зоологических исследований. Накопилось большое количество новых данных, существенно изменились теоретические предпосылки, задачи и методы зоологических работ. Необходимым представлялось составление новой сводки по авифауне Туркмении. Поэтому выход в свет рецензируемой книги надо считать нужным и своевременным.

Работа состоит из двух частей. В первой, общей, занимающей 94 страницы, приведены содержательный очерк истории изучения птиц Туркмении (стр. 5—24), начиная от первых исследований фауны Закаспийских территорий и до наших дней, сведения об общих условиях существования птиц (стр. 25—47), обстоятельный орнитогеографический обзор (стр. 48—87) и критический список видов и подвидов отряда воробьиных Туркмении (стр. 88—99). Специальная и наиболее обширная часть книги (стр. 103—439) содержит описание птиц всех отрядов, представленных в авифауне Туркмении, кроме воробьиных. В приложении — подробная библиография (стр. 440—448), указатели латинских, русских и туркменских названий птиц (стр. 449—532).

Книга Г. П. Дементьева обладает серьезными достоинствами. Это относится не только к капитальности сводки, но, прежде всего, к ее содержанию; автору удалось достичь наибольшей конкретности и критичности в обзоре накопленных данных и, таким образом, показать задачи дальнейших исследований, что, как известно, является одной из целей подобных сводок. Отметим также, что в основу рассматриваемой

работы положен громадный фактический материал; автор просмотрел около 10 000 экз. птиц, добытых в различных районах Туркмении.

Рецензируемый труд составлен по оригинальному, хорошо обдуманному плану а описание видов птиц Туркмении — по широкой программе: экземпляры коллекции, заметки по систематическим особенностям, сведения о географическом распространении, характере пребывания, о датах прилета и отлета, данные о биотопическом размещении и численности. Материалы экологического порядка распределены по рубрикам: размножение, линька, питание, основные черты поведения и суточного цикла, враги, практическое значение. Такие описания форм составлены сжато, но с достаточной конкретностью и хорошо показывают, что относительно того или иного вида птиц известно и что требует выяснения. В конце описания отрядов приведены в необходимых случаях краткие зоогеографические замечания, а в отношении пластинчатоклювых и хищных — и сведения о практическом значении (они имеются и в очерках отдельных видов). Разбор хищных заканчивается интересными данными об охоте с ловчими птицами в Туркмении.

Что касается общей части книги, то в ней целый ряд вопросов орнитологии Туркмении ставится и разрешается совершенно по-новому. Особо благоприятное впечатление создается от главы, где дается зоогеографический анализ авифауны Туркмении, которая в таком разрезе, в сущности, еще не анализировалась. Глава эта интересна и как образец новой методики региональных зоогеографических исследований. На наш взгляд, автор совершенно основательно поступил, исходя в своем анализе из состава наиболее типичных форм птиц («ядро» фауны), связи которых с соответствующими ландшафтами современной Туркмении в эколого-географическом и в морфологическом отношениях прочны. Анализируя фауну синтетически — с современных экологических, орнитогеографических, таксономических и палеогеографических позиций, автор в этой главе разбирает цикл важных для фауны Туркмении теоретических вопросов: анализ периодических явлений и сезонных изменений фауны, биотопические и генеалогические группировки, вероятная история фауны и др. Полезны также сведения об абиотических и биотических условиях существования птиц (глава вторая).

Приводимые же в работе критически проверенные сведения по биологии птиц, несмотря на их неполноту в отношении многих видов (это конкретно показано в книге и является только ее плюсом, так как этим подчеркивается, на какие вопросы следует обратить внимание при дальнейших исследованиях), еще выше поднимают значение данной сводки.

Повторяю, что положительные стороны разбираемой книги несомненны. Кроме специалистов-зоологов, она будет полезна и для охотников, педагогов, студентов-биологов, краеведов, географов и вообще для всех лиц, интересующихся природой и фауной Туркмении.

Наряду с положительными сторонами, в настоящей работе можно найти отдельные неточности, недостатки, на которых мы и остановимся.

В работе нет полного описания воробьиных — только критический их список и биогеографический анализ этой группы. Поэтому можно было ожидать, что на титульном листе книги будет указано — «том первый». Этого, однако, нет, и только из текста читатель узнает, что предполагается второй том сводки, посвященный этому отряду.

Было бы полезно дать хотя бы несколько схематических карт с ареалами наиболее типичных форм — их нет. И совершенно необходимо было бы дать в книге обычную географическую карту Туркмении. Имеются неточности в количественной характеристике фауны Туркмении, где цифры — отчасти, повидимому, за счет опечаток — неточно сбалансированы; это видно из сопоставления таблиц с текстом.

На стр. 48 имеется табличка, в которой, в сущности, ставится знак равенства между понятиями подвид и форма, тогда как в совершенно верной сноске автора на той же странице читаем: «Под формами мы понимаем мономорфные виды и географические расы (подвиды)».

В отдельных случаях сообщаемые сведения противоречивы. Так, на стр. 52 широконоска и шилохвость приведены как гнездящиеся виды, а на стр. 257, 273 и 277 — в качестве гнездящихся или гнездящихся под вопросом. Гнездование вертишейки в Туркмении не доказано (стр. 433), но на стр. 432 она приводится как гнездящаяся здесь птица. Отмечается, что европейский перепел в Б. Балханах не обнаружен (стр. 115), но на стр. 132 птица эта для названных гор указывается. На стр. 52 указывается, что «среди птиц широколиственных лесов мы не знаем форм, встречающихся в Туркмении только зимою...» А зарянка? Пустынная куропатка в Туркмении на равнинах все же не встречается (стр. 63). Черепаха в горах поднимается выше предгорий (в Копет-Даге), гюрза встречается в Кара-Кумах (стр. 44). Ираджи находится в восточных Кара-Кумах (стр. 21). Шульпин прошел от Бами на Унгуз, затем на Чарджоу (стр. 19). Численность фазана в Туркмении восстанавливается все же плохо, местами даже очень плохо, например, в Ташаузской области (стр. 47). К списку характерных видов тугаев следует, по мнению рецензента, добавить рыжехвостую славку (стр. 66). Говоря о кормовых связях хищных птиц (стр. 379, 380), автор явно пропустил группу мио-энтомофагов (оба вида пустельги).

Неувязки имеются в некоторых случаях между порядковыми номерами в тексте после упоминаний авторов и нумерацией в библиографии. Например, в списке литературы под номером 69 приведена статья Гладкова, а в тексте на стр. 5 эта цифра и

скобке стоит после фамилии Габлицля; работа Никольского в тексте значится под номером 184, а в библиографии — 124. Нам кажется, что эти и им подобные дефекты легко могли бы быть устранены при редактировании книги.

Отдельно надо сказать об указателях в книге. Разумеется, указатель в объемистой книге, какой является рассматриваемая работа, необходим и полезен. Редакция поступила правильно, снабдив «Птиц Туркменистана» указателями латинских, русских и туркменских названий птиц. Но составила она их не по обычно принятой форме, и указатели эти получились слишком растянутыми; в них много лишнего, а подчас и путаного. Можно только добавить, что указатели эти занимают свыше 80 страниц; если учесть, что они набраны, как и обычно, петитом, то выходит, что они составляют примерно 0,25 объема текста! Это уже напрасное удорожание книги.

Есть в книге и досадные опечатки. Например, на стр. 89 Fringilla coelebs вместо Passer domesticus, Emberiza hortulana (стр. 89) и Syrrhaptes paradoxus (стр. 147) — каждый из них приведен дважды. Parus coeruleus вместо Parus coeruleus satunini (стр. 91). На стр. 90 — himaculata вместо bimaculata; на стр. 63 saficola вместо saxicola. Вместо Ангуз (стр. 30), Каспийского (стр. 87), морской заяц (стр. 155), Туркменистанские (стр. 76) следует читать Унгуз, Аральского, морской зуек, Туранские и т. д. Опечатки имеются также в туркменских названиях птиц: «толдоры», «юзегаджи», «кай-кель» вместо «тогдоры» (обыкновенная дрофа), «йузгендже» (плавунчик), «чай-кель» (коршун) и т. п.

Рисунки птиц при печатании воспроизведены в общем хорошо, но количество их явно недостаточно — 18 рисунков на 546 страниц текста.

Указанные выше недочеты нисколько не умаляют общей положительной оценки и научного значения рецензируемой книги. Работа эта, несомненно, сыграет важную роль в деле дальнейшего развития орнитологических исследований не только потому, что в ней показаны результаты изучения авифауны Туркмении, но также потому, что она поучительна, на наш взгляд, и в методическом отношении.

*А. К. Рустамов*

Р. ШОВЕН, **ФИЗИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ.** Перевод с французского **В. В. Хвостовой.** Под редакцией и с предисловием Е. Н. Павловского. Изд-во иностранной литературы, Москва, 1953, 494 стр., 80 рис.

Выход в свет книги Р. Шовена «Физиология насекомых» на русском языке полезен для развития этой области энтомологии. Физиология насекомых в течение последних десятилетий развивается энергично и в разных направлениях и требует обобщения имеющегося опыта. Книга Р. Шовена не представляет первой попытки такого рода, но автор стремился перейти из области собирания фактов к попытке их обобщения с позиций экологии, причем и сам работал в этом направлении. Р. Шовен мог вынести личное суждение по ряду вопросов физиологии насекомых в отношении их экологии, почему книга его не является просто компиляцией. Следует вместе с тем отметить, что как раз в этом направлении книга Р. Шовена содержит не много данных, хотя и охватывает почти все вопросы физиологии насекомых, конечно, кратко и с различной полнотой.

Рецензируемая книга состоит из девяти глав. Первая глава посвящена физиологии кожных покровов, во второй главе разбираются линьки и метаморфоз насекомых, в третьей — дается характеристика питания и пищеварения, в четвертой — описываются процессы экскреции и секреции, в пятой — кровообращение, жировое тело и эноциты, в шестой — дыхание, в седьмой — физиология нервной системы, рефлексы и тропизмы, в восьмой — физиология органов чувств и в девятой главе — размножение и рост насекомых. Автор с сожалением отмечает в начале изложения, что основная масса фактов по физиологии насекомых установлена при исследовании пчелы и таракана, а из других насекомых — тутового шелкопряда, мельничной огневки и вощинной моли из чешуекрылых, дрозофилы и падальных мух из двукрылых, обыкновенного плавунца и мучного хрущака из жесткокрылых. Замечание это справедливо лишь отчасти. Действительно, данные из рук физиологов-профессионалов ограничены лишь этими объектами, но значительно более разнообразные физиологические данные по питанию, поведению и развитию насекомых получены на многих объектах прикладного значения. Этот пробел у Р. Шовена особенно ощутим потому, что он совершенно не использовал литературы на русском языке.

В первой главе книги разбирается химизм кутикулы и распределение в ней хитина. Даны новые сведения об особенностях химизма эпикутикулы. Вместе с тем данные по структуре всего кутикулярного покрова, по значению строения кутикулы в проницаемости кожи для газов и воды, по влиянию среды на изменение окрасок, в частности, по значению атмосферных условий и освещения, а также по эндокринным влияниям на окраску кожи, на суточный ритм цвета кожи и по изменениям окраски кожи у саранчовых не содержат большого числа новых фактов. Но автор вводит много нового для характеристики пигментов кожи насекомых и здесь значительно расширяет круг вопросов по сравнению с тем, что рассматривалось в этом разделе физиологии насекомых ранее. По-новому освещается роль хитина в построении кутикулы насекомых.

По-новому и подробно характеризована смена признаков стадной и одиночной форм саранчовых. В освещении Р. Шовена это сложное явление поставлено в связь с очень многими сторонами физиологии насекомых, хотя едва ли все положения можно отнести к разным видам саранчовых, у которых есть подобная изменчивость. Обобщение материалов для разных видов кажется еще преждевременным, хотя все приведенные факты интересны.

В главе о линьках насекомых и метаморфозу главным образом разбирается вопрос о числе линек и факторах, определяющих это явление, в частности, о роли гормонов, температуры и пищи. Метаморфоз трактуется автором узко и циклы развития насекомых не разбираются совсем. Процесс линьки насекомых оценивается лишь в отношении химической регуляции. Автор очень подробно описывает значение гормонов линьки и делает попытку оценить их химические медиаторы. Особо, но только с этих позиций разбирается процесс окукливания. Превращение во взрослую фазу, по автору — собственно метаморфоз, также разбирается только с точки зрения гормональных регуляций. Автор как-то забывает о том, что гормональная регуляция есть лишь форма разрешения физиологической реакции, но не ее основа. Обмен веществ при метаморфозе, вероятно, поэтому оценен слабо. Газообмен при развитии куколок характеризован недостаточно, и данные выбраны случайно. Обмен веществ при развитии рассматривается с точки зрения типов насекомых Bombyx, Deilephila, Saturnia и др., говорить о которых еще совершенно преждевременно. Вся эта глава производит впечатление собрания необработанного материала, главным образом по гормонам насекомых.

Глава о питании и пищеварении насекомых вначале содержит обычный разбор особенностей работы разных отделов кишечника, описание перитрофических мембран и действия ферментов. Последние приведены с большой полнотой. Приведены новые данные по скорости движения пищи по кишечнику, полученные рентгеноскопически, но безотносительно к термическому режиму, пище и особенностям пищеварения. Дается разбор пищевых режимов насекомых. Оценено питание многоядных видов, листогрызущих насекомых, галлообразователей, потребителей муки и консервированных продуктов, видов, питающихся мертвой и живой древесиной, хищников, кровососов, сапрофагов, потребителей нектара и копрофагов. Приведено много новых данных по химизму пищеварения насекомых и некоторые новые факты по особенности химизма пищи. Но естественные условия питания насекомых почти не оценены и не описаны. Приведены коэффициенты усвоения пищи насекомыми. Отмечена роль особенностей роста растений в питании насекомых. Последние данные очень скудны, но интересны. Вопросы симбиотического пищеварения насекомых специально обсуждаются кратко, но данные по роли симбионтов в пищеварении разбросаны всюду при обсуждении питания насекомых. Точно так же роль низших растений в питании насекомых почти не оценена, как и вопрос о роли витаминов в обмене веществ. Приведены многочисленные данные по витаминам, но они разбросаны в разных местах главы, и специально вопрос о роли их в питании насекомымх не обсуждается. Глава насыщена массой новых деталей, но автор не дает каких-либо общих выводов.

Глава об экскреции насекомых содержит обычные данные о работе мальпигиевых сосудов и химизме экскретов. Автор подробно и с привлечением ряда общих биохимических схем разбирает вопросы азотистого обмена насекомых. В этой же главе трактуется вопрос о солевом обмене и о химическом составе насекомых, что было бы более уместно рассматривать в главе о питании. Глава завершается приведением сведений по секреции насекомыми восков, лаков, шелка, ядов, пахучих и летучих веществ. Изложение кратко, носит описательный характер и почти совсем не связано с фактами, приведенными для питания насекомых, но оно богато новыми данными. Вместе с тем материал этой главы очень разнообразен и не может быть объединен в понятие только экскреции.

В главе, посвященной кровообращению и жировому телу, дается описание строения и работы дорсального сосуда насекомых, перикардиальной и перинейральной септ и подробно изложен состав гемолимфы насекомых. Описаны факторы внутренней среды, влияющие на кровообращение насекомых, в частности, оценено значение нервной системы, ионного состава крови, ее газов и возможных токсических субстанций. Описаны методы для определения кровяного давления в теле насекомых и осмотического давления гемолимфы. Описана осморегуляция у насекомых. Химизм гемолимфы характеризован кратко. Дано описание ее пигментов, газов и содержания в ней питательных веществ (глюкозы и других сахаров), а также ферментов. Форменные элементы гемолимфы описаны очень неполно. Дыхательная функция гемолимфы насекомых показана недостаточно, и не приведено ничего для разъяснения снабжения кислородом органов, не связанных с трахейной системой. Подбор материала подчинен описательному принципу. Хотя глава содержит много свежих данных, но функции кровообращения у насекомых не подвергнуты должному обсуждению.

В главе о дыхании насекомых внимание автора обращено преимущественно на вентиляцию трахейной системы и иннервацию дыхательного аппарата, но не на химизм газообмена. Разбирается гистологическая картина органов дыхания, и оцениваются условия абсорбции кислорода в трахейной системе. Описано значение стигмального аппарата и значение кожи в газообмене насекомых. Значительная часть главы посвящена особенностям газообмена водных насекомых. Затронут вопрос о суточном ритме

дыхания насекомых. Газовый метаболизм разбирается лишь в самых общих чертах, причем автор уделяет больше внимания факторам, влияющим на него,— таким, как мышечная активность, температура, содержание кислорода в воздухе, действие токсических веществ. Оценивается также роль пола, а у роевых насекомых также роль стаз в газообмене. Вопросам анаэробиоза насекомых отведена заключительная часть главы, где автор делает попытку разбора химизма анаэробиоза, реферируя лишь дававшиеся в литературе объяснения его. Материал этой главы кажется наименее освеженным, а изложение его носит только описательный характер.

Глава о нервной деятельности, движении, рефлексах и таксисах насекомых содержит в первой части гистологическую и анатомическую характеристику нервной системы насекомых и описание основных процессов, протекающих в ней, как-то: нервного импульса, рефлекса, торможения, усиливающих механизмов, регуляции рефлексов и реакции на действие токсических агентов. Дается описание функций разных отделов нервной системы насекомых. Далее описано движение насекомых, и характеризованы явления тетануса и тонуса их мышц и лабильность (хронаксия) нервной системы. Приведены данные о влиянии температуры на нервную активность насекомых. Эти данные кратки и схематичны. Напротив, подробно изложены формы движения насекомых — ходьба, прыжки, плавание, полет. В завершение главы приведен подробный обзор тропизмов и таксисов насекомых. Рассмотрены все основные и принимавшиеся ранее таксисы, но автор подробно разбирает их в связи с физиологией органов чувств. Особенно обилен материал по фото-(телотаксису автора) и трофотаксису. Глава насыщена свежим материалом и интересна, но теоретические предпосылки, рассмотренные в начале главы, не развиты и слишком бедны по сравнению с обильным эмпирическим материалом. В дополнение к этой главе автор приводит, по Детьеру (1947), таблицу химических соединений, привлекающих и отталкивающих насекомых.

В главе, посвященной физиологии органов чувств насекомых, последовательно рассматриваются зрение, осязание, слух, вкус и обоняние, органы равновесия, звуковые органы, гидростатические органы и восприятие пространства насекомыми. Особенно подробно оценена работа зрительного аппарата, где приведены анатомо-гистологические данные, оптика зрительного аппарта и разобрано восприятие насекомыми расстояния, формы, цветное зрение насекомых и острота зрения у них. Материал сгруппирован по-новому, дан с большой полнотой и представляет, пожалуй, один из лучших отделов книги. Разбор прочих органов чувств более краток, но для характеристики органов химического чувства пчелы дана табличка, показывающая связь между химической структурой соединения и его физиологическим действием. Специально затронуты вопросы о чувстве зрения у насекомых, об их суточном ритме жизни, и это связано с условием питания их в природе.

Главы седьмая и восьмая, посвященные нервной системе, поведению и органам чувств насекомых, как обычно, очень громоздки и занимают в изложении Р. Шовена почти одну четверть всего текста книги. Они включают массу деталей, характеризующих удивительное своеобразие реакций этих животных на влияние среды, но вместе с тем до сих пор еще нет даже попыток обобщения эмпирического материала. Эта попытка не сделана и Р. Шовеном.

В завершающей главе разбираются вопросы размножения и роста насекомых. Она является одной из самых обширных. Автор сначала кратко рассматривает анатомические черты строения половой системы насекомых, затем процессы созревания половых продуктов, особенности оплодотворения и факторы, влияющие на плодовитость. Среди последних оценены климатические условия, питание имаго и личинок, значение внутренней секреции и роль диапаузы. Далее приводится обзор форм размножения насекомых, физиологические условия развития яиц, диапауза и ее биологические условия в эмброгенезе. Затем следует обзор явлений роста у насекомых и некоторых физиологических и экологических факторов, влияющих на него. Кратко разбирается действие температуры и увлажнения, и специально оценена холодостойкость насекомых. Особо описаны явления терморегуляции и температура тела насекомых. Роль пищи в росте насекомых оценена кратко. В заключение главы дается обзор некоторых особенностей морфогенеза у насекомых. Описаны критические периоды развития, условия формирования вторичнополовых структур и явления полиморфизма. Весь этот круг вопросов, несмотря на очень большой объем главы, освещен кратко, и факты не связаны друг с другом. Например, влияние температуры характеризовано по формулам, холодостойкость рассматривается без учета особенностей обмена веществ насекомых, плодовитость излагается без связи с физиологией жирового тела и т. п.

Бо́льшая часть книги Р. Шовена написана легко. Автор часто живо и остроумно сопоставляет факты и делает их легко понятными. Главы разбиты на много параграфов, где дается характеристика отдельных вопросов физиологии насекомых, причем по каждому из них материал подобран так, что самое сопоставление его дает характеристику вопроса, конечно, сообразно подготовленности читателя. Автор не дает постановки вопросов и не делает выводов из фактов. В изложении отчетливо сквозит желание автора насытить книгу возможно большим количеством новых фактов. Книга Р. Шовена скорее является кратким справочником по физиологии насекомых. Энтомолог, интересующийся физиологией насекомых, найдет в этой книге много полезных сведений справочного характера, хотя, вероятно, будет несколько разочарован отсутствием их оценки.

Книга Р. Шовена является логическим развитием известной сводки В. Уигглсуорса, давшего обзор физиологии насекомых уже более 10 лет назад с позиций разъяснения анатомо-гистологических фактов. Р. Шовен использовал все сложившиеся в этой области положения, но не выставил новых, хотя для развития старых положений привлек много новых фактов и биохимические данные. Он ввел в круг вопросов физиологии насекомых экологические проблемы, но не изменил старого плана описания физиологии насекомых. Громадный круг вопросов, затронутых им, не объединен по взаимно связанным темам. Группировка материала дана, как и у В. Уигглсуорса, по анатомическому принципу. Такое рассмотрение физиологических данных не могло дать связной картины физиологии насекомых. Центральные вопросы обмена веществ и координации функций частью разбираются попутно, частью вообще выпали из кругозора автора. Между тем обсуждение обмена веществ насекомых и дало бы стержневые темы для разбора физиологии насекомых в направлении анализа экологических закономерностей. Автор рассматривает, например, азотистый обмен без связи с питанием. Точно так же явления секреции рассматриваются автономно. Совершенно не оценены особенности клеточного обмена насекомых, столь своеобразные у них и играющие такую большую роль в их жизни, в частности, в формировании диапауз и в приспособлении развития к условиям среды. Совершенно выпал вопрос об энергетике развития и связь этих явлений с условиями среды. Автор сосредоточил усилия на объединении деталей, часто очень важных, но не привел очень многих, даже существующих эколого-физиологических обобщений. Им использованы лишь немногие старые физиологические обобщения, например, такие, как связь особенностей белкового обмена чешуекрылых, с шелкоотделением или связь интенсивности газообмена с клеточной активностью. Таким образом, изложение физиологических данных для оценки взаимоотношений насекомых с условиями среды еще впереди. Книга Р. Шовена лишь первая и скромная попытка в этом направлении.

В мировой литературе книга Р. Шовена является уже третьей сводкой по физиологии насекомых. Это вызвано большим практическим значением физиологических данных. Сначала физиология насекомых начала развиваться как подсобная часть токсикологии, в связи с вопросами химической борьбы с насекомыми. В дальнейшем осмысливание физиологических данных показало значительно бо́льшую их ценность. Понимание экологических отношений насекомых оказалось возможным именно на основе их физиологии. Сейчас уже выясняются обширные горизонты физиологии насекомых. На протяжении последних двух десятилетий исследовательская мысль в области изучения физиологии насекомых постепенно переходила от мелких, кажущихся частными и будто бы малозначных фактов к крупным обобщениям, часто имеющим большое практическое значение. Вместе с этим выяснилась недостаточность подхода к физиологии насекомых с позиций описательной морфологии. Становится все более отчетливой потребность выработать тип изложения физиологического материала, по-новому освещающий данные как морфологии, так и экологии насекомых.

Заканчивая рецензию, следует заключить, что, несмотря на ряд отмеченных, даже крупных, дефектов, книга Р. Шовена, бесспорно, будет полезной для очень многих специалистов, работающих в области энтомологии.

*И. В. Кожанчиков*

## СОДЕРЖАНИЕ



### Краткие сообщения



### Рецензии

Редактор академик *Е. Н. Павловский*

Т-07622 Подписано к печати 7.X. 1953 г. Тираж 2600 экз. Зак. 1591
Формат бум. 70×108 1/16. Бум. л. 7 3/4 Печ. л. 21,23 Уч.-изд. л. 24,1.

2-я тип. Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 22 р. 50 к.